zoosystema

1999 • 21 (3)



Publications Scientifiques du Muséum, Paris

zoosystema fait suite,
avec la même tomaison, au Bulletin du
Muséum national d'Histoire naturelle,
4e série, section A, Zoologie.

zoosystema est un trimestriel publié par les Publications Scientifiques du Muséum, Paris
zoosystema *is a quarterly published by Publications Scientifiques du Muséum, Paris*

Abonnement pour l'année 1999 (prix HT)
Annual subscription rates 1999 (excluding VAT)
1000 FF (152,45 euros)

zoosystema peut être obtenu par voie d'échange. Pour toutes informations s'adresser à :
zoosystema *may be obtained on an exchange basis. For further information please write to:*

Service des périodiques et des échanges de la Bibliothèque centrale
du Muséum national d'Histoire naturelle
38 rue Geoffroy Saint-Hilaire
75005 Paris
Tél. : (33) (0)1 40 79 36 41
Fax : (33) (0)1 40 79 36 56

Les Publications Scientifiques du Muséum publient aussi :
The Publications Scientifiques du Muséum also publish:

adansonia
Abonnement / *Subscription* : 500 FF (76,22 euros)

geodiversitas
Abonnement / *Subscription* : 1000 FF (152,45 euros)

Abonnement général / *General subscription* (adansonia + geodiversitas + zoosystema) : 1800 FF (274 euros)

zoosystema

Publications Scientifiques du Muséum, Paris

Un nouveau monogène du genre *Protoancylodiscoides* Paperna, 1969 (Ancyrocephalidae) parasite branchial de *Malapterurus electricus* (Gmelin, 1789) (Siluriformes), en Côte-d'Ivoire

Valentin N'DOUBA
Laboratoire d'Hydrobiologie, UFR Biosciences, Université de Cocody-Abidjan,
22 B.P. 582 Abidjan 22 (Côte-d'Ivoire)

Alain LAMBERT
Laboratoire de Parasitologie Comparée, Université de Montpellier II,
Place Eugène Bataillon, F-34095 Montpellier, cedex 05 (France)
lambert@crit.univ-montp2.fr

N'Douba V. & Lambert A. 1999. — Un nouveau monogène du genre *Protoancylodiscoides* Paperna, 1969 (Ancyrocephalidae) parasite branchial de *Malapterurus electricus* (Gmelin, 1789) (Siluriformes), en Côte-d'Ivoire. *Zoosystema* 21 (3) : 413-418.

MOTS CLÉS
Protoancylodiscoides,
Monogenea,
Malapterurus electricus,
Côte-d'Ivoire,
Afrique de l'Ouest.

RÉSUMÉ

Une nouvelle espèce de monogène, *Protoancylodiscoides katii* n. sp., parasite branchial de *Malapterurus electricus* (Gmelin, 1789) (Siluriformes, Malapteruridae) capturé dans le bassin de la Bia en Côte-d'Ivoire est décrite. Elle se différencie des autres espèces du genre par la taille des pièces haptoriales : gripus dorsal, barres dorsales et ventrales, uncinuli I et IV, la taille du pénis, et la structure de la pièce accessoire génitale.

KEY WORDS
Protoancylodiscoides,
Monogenea,
Malapterurus electricus,
Ivory Coast,
West Africa.

ABSTRACT

A new Monogenea of the genus Protoancylodiscoides *Paperna, 1969 (Ancyrocephalidae) a gill parasite of* Malapterurus electricus *(Gmelin,1789) (Siluriformes) from Ivory Coast.*

A new species of monogenean *Protoancylodiscoides katii* n. sp., recovered from the gills of *Malapterurus electricus* (Gmelin, 1789) (Siluriforme, Malapteruridae) from Ivory Coast, is described. This species can be distinguished from other species of the genus by the size of sclerotised part of the haptor: dorsal gripus, dorsal and ventral bar, uncinuli I and IV and the structure of the accessory piece of the genitalia.

INTRODUCTION

Le genre *Protoancylodiscoides* Paperna, 1969 semblait être parasite exclusif du genre *Chrysichthys* Bleeker, 1858 (Siluriformes, Claroteidae) : en effet, Paperna (1969) décrit au Ghana *P. chrysichthes* Paperna, 1969 chez *C. nigrodigitatus* (Lacépède, 1803) ; El-Naggar (1987) décrit *P. mansourensis* El-Naggar, 1987 chez *C. auratus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1808) en Égypte ; Obiekezie *et al.* (1988) signalent ce monogène sur *C. nigrodigitatus* au Nigéria ; Euzet *et al.* (1989) signalent six espèces du genre *Protoancylodiscoides* chez *C. nigrodigitatus, C. auratus* et *C. maurus* (Valenciennes, 1839) en Côte-d'Ivoire ; Ndifon et Jimeta (1990) observent *P. chrysichthes* chez *C. auratus* au Nigeria.
Les travaux de Bilong-Bilong *et al.* (1997), au Cameroun, ont révélé chez les Malapteruridae, la présence d'une espèce du genre *Protoancylodiscoides* : *P. malapteruri* Bilong-Bilong, Birgi et Le Brun, 1997 chez *Malapterurus electricus* (Gmelin, 1789).
Nos recherches sur les monogènes de poissons Siluriformes d'eaux douces de Côte-d'Ivoire nous ont permis d'observer sur les branchies de *M. electricus* un *Protoancylodiscoides* nouveau que nous décrivons ici.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les poissons ayant servi à cette étude sont capturés à l'aide de deux batteries de filets maillants. Sur 21 *M. electricus* prélevés dans la rivière Bia, seuls quatre individus issus de la station d'Ebikro étaient parasités.
Les arcs branchiaux sont prélevés, par section dorsale et ventrale, puis conservés au froid dans de l'azote liquide. Au laboratoire, après décongélation, les lamelles branchiales sont rincées intensément pour en détacher tous les parasites. Ceux-ci sont ensuite prélevés individuellement, à l'aide d'aiguilles d'entomologie et transférés directement sur une lame dans une gouttelette d'un mélange de picrate d'ammonium et de glycérine (Malmberg 1957). Chaque lame est alors recouverte d'une lamelle et, après diffusion complète de la solution de montage, lutée avec du Glyceel.
Un microscope équipé d'une chambre claire est utilisé pour les observations, les dessins et les mensurations. Ces dernières sont celles proposées par Gussev (1962), légèrement modifiées (Fig. 1). Toutes les mesures (moyenne, minima et maxima) sont exprimées en micromètres.
La dénomination des différentes pièces sclérifiées du hapteur est celle de Pariselle & Euzet (1995). La numérotation des uncinuli est celle adoptée à ICOPA IV (Euzet & Prost 1981).

SYSTÉMATIQUE

Protoancylodiscoides katii n. sp.
(Figs 1 ; 2)

HÔTE-TYPE. — *Malapterurus electricus* (Gmelin, 1789).

HABITAT. — Branchies.

LOCALITÉ-TYPE. — Station d'Ebikro sur la rivière Bia, Côte-d'Ivoire.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — 20 individus. Holotype et paratypes déposés au Muséum national d'Histoire naturelle sous les numéros 642 HF ; holotype, lame Tk 173 et paratypes, lames Tk 174 & Tk 175.
Paratypes déposés au Musée royal de l'Afrique centrale (Tervuren) sous les numéros 34.426.

DESCRIPTION
Les individus examinés mesurent 847 ± 124 (670-1100) sur une largeur de 136 ± 22 (150-190) au niveau de l'ovaire. Les gripi dorsaux, très grands, se caractérisent par une longue garde courbée dans sa partie terminale, un manche très court et une lame arquée se terminant en une pointe. Ces gripi mesurent : a = 75 ± 2,3 (71-80) ; b = 63 ± 2,1 (60-67) ; c = 4 ± 0,7 (3-6) ; d = 22 ± 1,6 (19-26) ; e = 19 ± 0,8 (18-22). La barre transversale dorsale, simple, a ses deux extrémités qui finissent par des prolongements en forme de cornes : x = 44 ± 1,3 (42-48) ; w = 6 ± 0,5 (6-8). Les gripi ventraux, nettement plus petits que les dorsaux ont une longue garde et un manche court. Ce manche porte une carène, à extrémité renflée, qui prend fin dans la partie concave de la lame. A l'extrémité de cette carène, part un filament qui coiffe

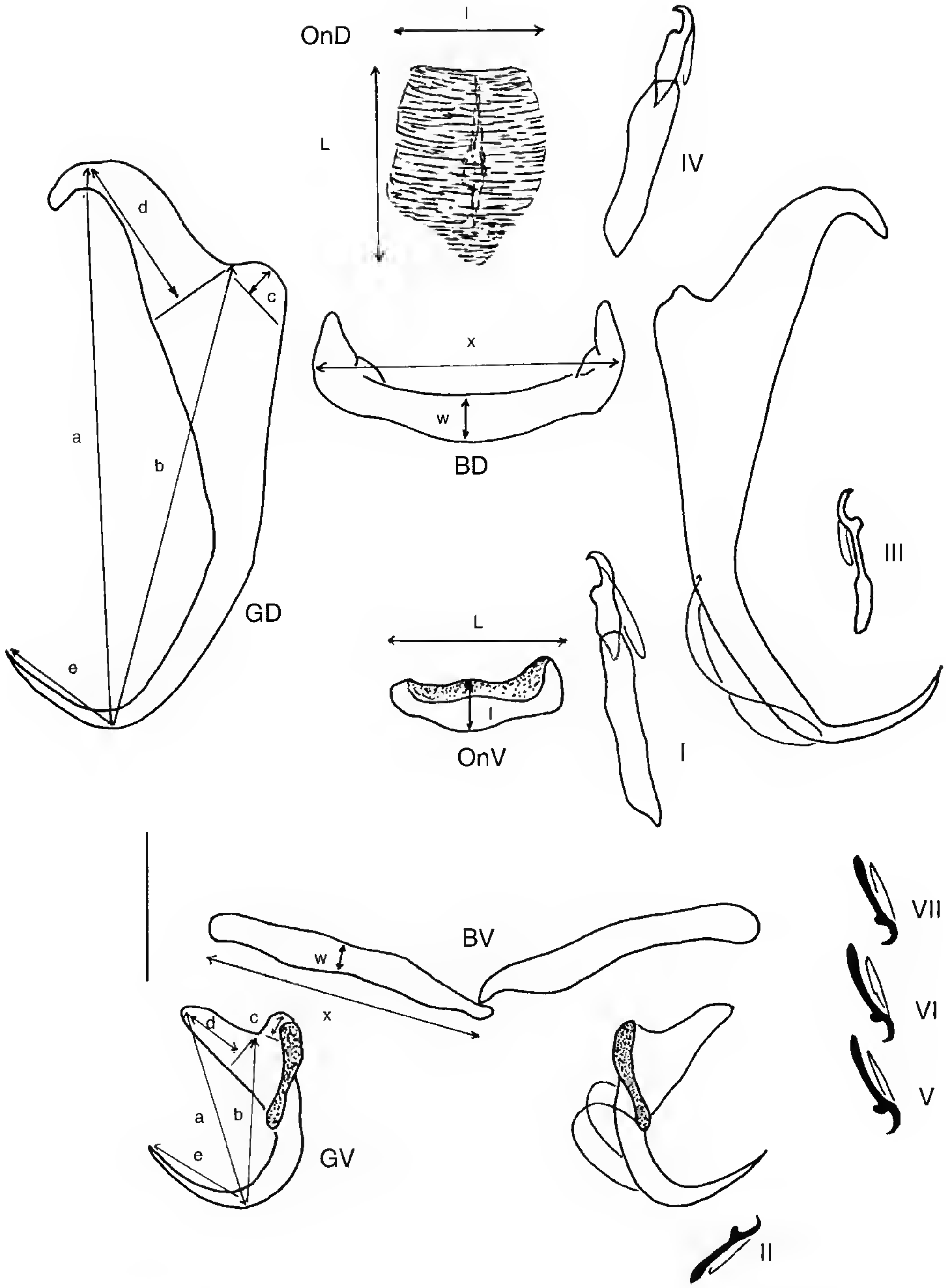


FIG. 1. — *Protoancylodiscoides katii* n. sp. Pièces haptoriales ; **BD**, barre dorsale ; **BV**, barre ventrale ; **GD**, gripus dorsal ; **GV**, gripus ventral ; **OnD**, onchium dorsal ; **OnV**, onchium ventral ; **I-VII**, uncinuli. Mensurations : GD et GV : a, longueur totale ; b, longueur de la lame ; c, longueur du manche ; d, longueur de la garde ; e, longueur de la pointe. BD et BV : x, longueur ; w, largeur ; OnD et OnV : L, longueur ; l, largeur. Échelle: 25 µm.

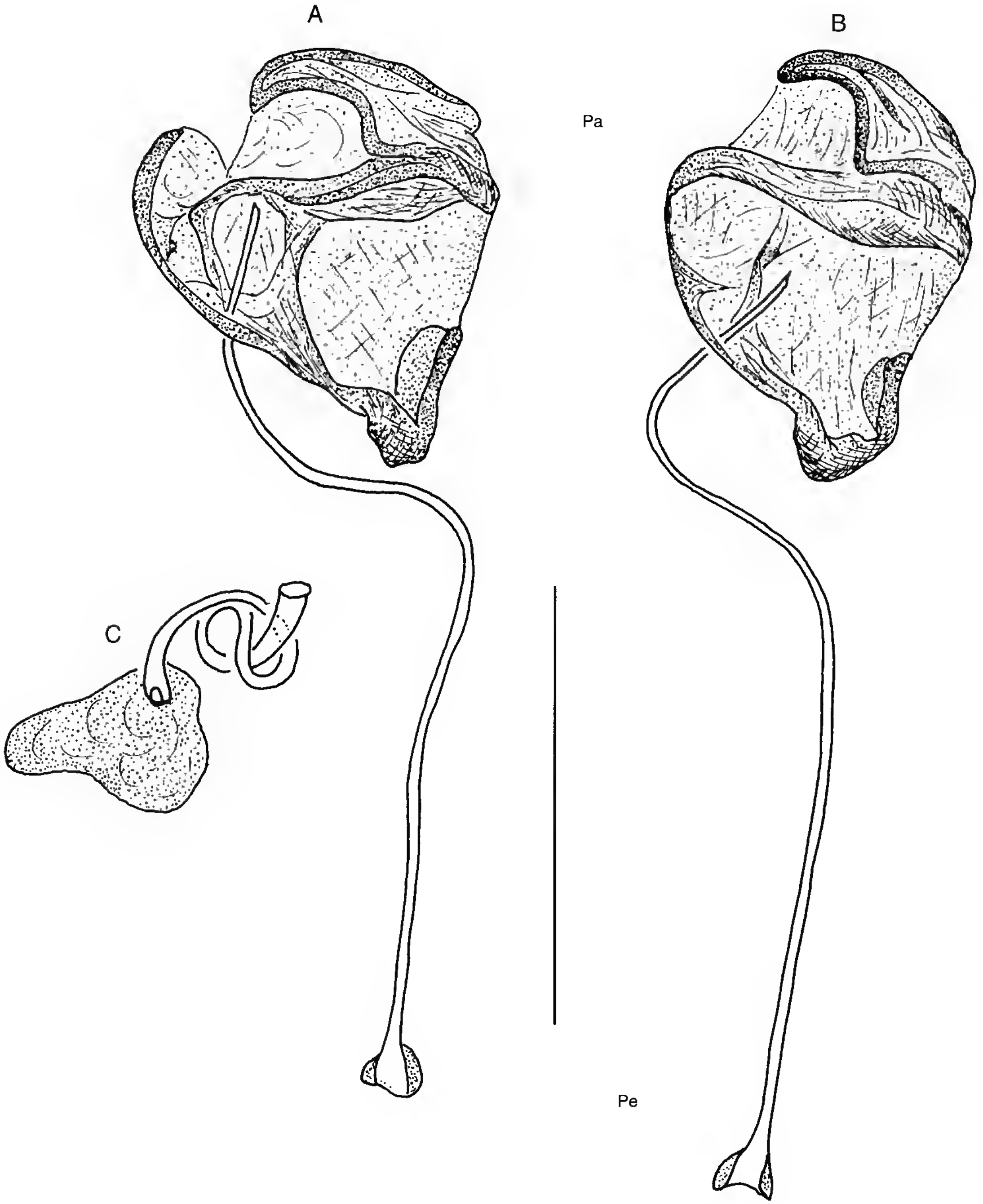


FIG. 2. — *Protoancylodiscoides katii* n. sp. Pièces génitales ; **A**, **B**, appareils copulateurs mâles de deux individus différents ; **C**, vagin ; Pa, pièce accessoire ; Pe, pénis. Échelle : 50 µm.

la lame. Ces gripi mesurent : a = 28 ± 1,2 (26-31) ; b = 23 ± 1 (22-26) ; c = 3 ± 0,6 (3-5) ; d = 11 ± 1 (10-14) ; e = 18 ± 0,8 (17-20). La barre transversale ventrale présente généralement une forme en V ; x = 40 ± 2 (37-44) ; w = 4 ± 0,5 (3-5). Les uncinuli I, III et IV mesurent respectivement : 38 ± 1,6 (35-42) ; 20 ± 0,6 (19-22) ; 36 ± 1,1 (34-38). Les uncinuli II, V, VI et VII qui conservent leur morphologie larvaire ont une longueur comprise entre 13 et 16. L'onchium médio-dorsal mesure : L = 25 ± 2,4 (20-30) ; l = 20 ± 1,5 (18-26). Le médio-ventral mesure : L = 18 ± 1,8 (17-23) ; l = 5 ± 0,8 (4-7). Le pénis est long et filiforme, son extrémité distale passe dans une pièce accessoire polymorphe qui présente antérieurement deux parties en forme de griffe. Ils mesurent respectivement Pe : 121 ± 5,8 (108-129) ; Pa = 50 ± 4,1(45-60). Le vagin enroulé mesure Vg = 68 ± 3,4 (62-72).

DISCUSSION

Ce monogène se différencie de toutes les espèces de *Protoancylodiscoides* rencontrées chez les siluriformes du genre *Chrysichthys* par la présence dans le hapteur de deux onchia au lieu d'un. L'existence d'un second onchium chez nos spécimens, les rapprochent de *P. malapteruri*. On y retrouve aussi les quatre types d'uncinuli : le type « a » avec la paire I médio-ventrale ; le type « b » représenté par les paires II, V, VI, et VII qui ont conservé leur taille larvaire ; le type « c » avec la paire III latéro-dorsale et le type « d » avec la paire IV médio-dorsale.

Cependant, il s'en distingue par certaines mensurations (Tableau 1), qui concernent les pièces du hapteur : il s'agit de la taille des gripi dorsaux (a et b), des barres dorsale et ventrale (x), des uncinuli I et IV. Mais les différences fondamentales portent sur les structures génitales : le pénis est beaucoup plus long et filiforme chez nos spécimens et la pièce accessoire est très différente : chez *P. malapteruri* elle est constituée d'un ensemble de quatre pièces bien individualisées, chez nos spécimens la pièce accessoire est unique avec deux différenciations en crochet.

Nous les considérons comme appartenant à une espèce nouvelle et proposons de la nommer *P. katii* n. sp. en hommage au Dr Kati Coulibaly de l'Université de Cocody-Abidjan.

Tableau 1 : Comparaison des données morphométriques des espèces : *Protoancylodiscoides malapteruri* Bilong-Bilong, Birgi & Le Brun, 1997 et *P. katii* n. sp.

	P. malapteruri	***P. katii***
Longueur	690 (590-780)	847 (670-1100)
Largeur	146 (135-160)	136 (150-190)
	Gripi dorsaux	
a	62 (58-64)	75 (71-80)
b	50 (48-52)	63 (60-67)
c	3 (3-4)	4 (3-6)
d	23 (21-24)	22 (19-26)
e	20 (19-22)	19 (18-22)
	Barre dorsale	
x	35 (34-38)	44 (42-48)
w	5 (4-6)	6 (6-8)
	Gripi ventraux	
a	27 (24-29)	28 (26-31)
b	20 (18-21)	23 (22-26)
c	4 (3-5)	3 (3-5)
d	12 (11-14)	11 (10-14)
e	15 (13-17)	18 (17-20)
	Barre ventrale	
x	58 (50-65)	40 (37-44)
w	3 (2-4)	4 (3-5)
	Uncinuli	
I	29 (27-30)	38 (35-42)
II	11 (10-12)	14 (14-16)
III	23 (21-24)	20 (19-22)
IV	29 (27-31)	36 (34-38)
V	13 (12-13)	14 (13-16)
VI	15 (12-17)	14 (14-16)
VII	14 (10-15)	14 (13-15)
	Pénis	
	72 (65-85)	121 (108-129)

Malapterurus electricus a une très vaste distribution géographique en Afrique : dans le Nil, en Afrique centrale et de l'Ouest (Teugels 1992). Paperna (1979) au Ghana, Birgi (1987) au Tchad, Dossou (communication personnelle) au Bénin et Euzet (comm. pers.) au Niger, notent l'absence de monogène sur ce siluriforme. Les seuls cas de parasitisme rapportés pour *M. electricus* concernent deux sites très localisés : « Dibang » du bassin de la Sanaga au Cameroun pour *Protoancylodiscoides malapteruri* et

« Ebikro » du bassin de la Bia en Côte-d'Ivoire pour *P. katii* n. sp. : ces deux espèces n'ont pas été retrouvées sur les *Malapterurus electricus* prélevés en d'autres stations de ces bassins. Cette singularité parasitaire de *M. electricus* reste à expliquer comme doit l'être la coexistence du genre *Protoancylodiscoides* chez les Claroteidae et chez les Malapteruridae.

Remerciements

Ce travail a été réalisé dans le cadre du projet VLIR/KUL : Biodiversité, Côte-d'Ivoire par l'unité de recherche parasitologie. Nous remercions les coordonnateurs du projet : Monsieur le Prof. Thys Van den Audenaeder et le Dr Guy Teugels du Musée royal de l'Afrique centrale de Tervuren (Belgique).
Nous remercions Monsieur le Prof. Louis Euzet pour sa lecture critique du manuscrit.

RÉFÉRENCES

Bilong-Bilong C. F., Birgi, E. & Le Brun N. 1997. — *Protoancylodiscoides malapteruri* n. sp. (Monogenea, Dactylogyridea, Ancyrocephalidae), parasite branchial de *Malapterurus electricus* (Gmelin, 1789), (Siluriformes, Malapteruridae), au Cameroun. *Systematic Parasitology* 38: 203-210.

Birgi E. 1987. — *Monogènes parasites de poissons d'eau douce au Tchad et au Sud Cameroun.* Thèse de Doctorat d'État, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France, 297 p.

El-Naggar M. M. 1987. — *Protancylodiscoides mansourensis* n. sp. A monogenean gill parasite of the Egyptian freshwater fish *Chrysichthys auratus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1808). *Arab Gulf Journal of Scientific Research, Agriculture and Biological Sciences* 3: 441-454.

Euzet L., Agnese J. F. & Lambert A. 1989. — Valeur des parasites comme critère d'identification de l'espèce hôte. Démonstration convergente par l'étude parasitologique des Monogènes branchiaux et l'analyse génétique des Poissons hôtes. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 308 : 385-388.

Euzet L. & Prost A. M. 1981. — Report of the meeting on Monogenea: systematics, biology and ecology: 1003-1004, *in* Slusarski W. (ed.), *Review of Advances in Parasitology.* P.W.N. Polish Scientific Publishers, Warsaw.

Gussev A. V. 1962. — Monogenoidea, *in* Bychovskaya-Pavlovskaya (eds), *Key to parasites of freshwater fish of the USSR.* Academiya Nauk SSSR, Moscow; Leningrad, 919 p. (Translated from Russian by Israel Program Scientific Translation, Ser. No. 1136, Jerusalem, 1964).

Malmberg G. 1957. — On the occurrence of *Gyrodactylus* on Swedish fishes. *Skrifterutgivna av Södra Sveriges Fiskeriforening* 20: 19-76.

Ndifon G. T. & Jimeta R. S. 1990. — Preliminary observations of the parasites *of Chrysichthys auratus* (Geoffroy Saint-Hilaire, 1808) in Tiga Lake, Kano, Nigeria. *Nigerian Journal of Parasitology* 9-11: 139-144.

Obiekezie A. I., Möller H. & Anders K. 1988. — Diseases of the African estuarine *Chrysichthys nigrodigitatus* (Lacépède, 1803) from the Cross River estuary, Nigeria. *Journal of Fish Biology* 32: 207-221.

Paperna I. 1969. — Monogenetic trematodes of the fish of the Volta basin and South Ghana. *Bulletin de l'Institut fondemental d'Afrique noire* 31 : 840-880.

Paperna I. 1979. — Monogenea of inland water fish in Africa. *Annales du Musée royal d'Afrique centrale*, série 8 (Zoologie) 226 : 1-131.

Pariselle A. & Euzet L. 1995. — Gill parasites of the genus *Cichlidogyrus* Paperna, 1960 (Monogenea, Ancyrocephalidae) from *Tilapia guineensis* (Bleeker, 1862) with description of six new species. *Systematic Parasitology* 30: 187-198.

Teugels G. G. 1992. — Malapteruridae : 496-499, *in* Lévêque C., Paugy D. & Teugels G. G. (eds), *Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest.* Tome 2. Orstom, Paris ; Mrac, Tervuren.

Soumis le 1er décembre 1998 ;
accepté le 2 mars 1999.

New *Tachidiella* (Copepoda, Harpacticoida, Tisbidae) from the Antarctic and Norway including a review of the genus

Wonchoel LEE
Department of Zoology, The Natural History Museum, Cromwell Road, London SW7 5BD (United Kingdom)
w.lee@nhm.ac.uk

Rony HUYS
Department of Zoology, The Natural History Museum, Cromwell Road, London SW7 5BD (United Kingdom)
r.huys@nhm.ac.uk

Lee W. & Huys R. 1999. — New *Tachidiella* (Copepoda, Harpacticoida, Tisbidae) from the Antarctic and Norway including a review of the genus. *Zoosystema* 21 (3) : 419-444.

ABSTRACT
The genus *Tachidiella* Sars, 1909 is revised on the basis of material from Norway, Helgoland, the Celtic Sea and the Antarctic. The type species *T. minuta* Sars, 1909 is redescribed and compared with previous descriptions of the species. *T. minuta* sensu Pallares (1979) from Tierra del Fuego is attributed distinct specific status as *T. patagonica* n. sp. The Baltic record of *T. minuta* sensu Arlt (1983) is identified as *T. reducta* n. sp. which occurs sympatrically with *T. minuta* in Frierfjord/Langesundfjord, Norway. A new species *T. kimi* is described from Marian Cove in King George Island, South Shetlands and represents the first record of the genus from the Antarctic. *T. kimi* n. sp. differs from *T. reducta* n. sp. by the presence of normally developed setae on the caudal rami, P2-P4 enp-3 and P4 exp-3. A key to species is presented.

KEY WORDS
Copepoda,
Harpacticoida,
Tachidiella,
review,
Antarctic,
Norway.

RÉSUMÉ

Nouveaux Tachidiella *(Copepoda, Harpacticoida, Tisbidae) de l'Antarctique et de Norvège, avec une révision du genre.*

Le genre *Tachidiella* Sars, 1909 est révisé à partir du matériel récolté en Norvège, à Helgoland, en Mer Celtique et dans l'Antarctique. L'espèce-type *T. minuta* Sars, 1909 est redécrite et comparée aux précédentes descriptions de l'espèce. *T. minuta* sensu Pallares (1979), de la Terre de Feu, se voit attribuer un statut d'espèce distincte sous le nom de *T. patagonica* n. sp. *T. minuta* sensu Arlt (1983), de la Baltique, est identifiée sous le nom de *T. reducta* n. sp., qui cohabite avec *T. minuta* dans les Frierfjord/Langesundfjord en Norvège. Une nouvelle espèce, *T. kimi*, est décrite de l'anse Marian, île du Roi George, dans les Shetlands du Sud, et constitue le premier signalement du genre dans l'Antarctique. *T. kimi* n. sp. se distingue de *T. reducta* n. sp. par la présence de soies normales sur les rames caudales, P2-P4 enp-3 et P4 exp-3. Une clé des espèces est présentée.

MOTS CLÉS
Copepoda,
Harpacticoida,
Tachidiella,
révision,
Antarctique,
Norvège.

INTRODUCTION

Sars (1909) proposed *Tachidiella* to accommodate *T. minuta* which he described from 20 m depth in the Skutesnæs (Skudesneshavn) area along the southwest coast of Norway. The genus remained monotypic until Lang (1965) described *T. parva* from Monterey Bay in California. Sars (1909) was clearly indecisive about the taxonomic position of *Tachidiella*. He placed the genus in the Tachidiidae since it combined characters of both *Tachidius* Lilljeborg, 1853 and *Pseudotachidius* T. Scott, 1898 (now Thalestridae), however also pointed out the similarity with *Bradya* Boeck, 1873 (Ectinosomatidae) in the structure of the maxilliped and made a cursory remark on the resemblance in general body shape between *Tachidiella* and *Idyæa* Philippi, 1843 (= *Tisbe* Lilljeborg, 1853: Tisbidae). Monard (1927) followed Sars' course of action and retained *Tachidiella* in the Tachidiidae. The close similarity with *Idyella* Sars, 1906 in the female genital field and with *Idyanthe* Sars, 1909 in the male P2 endopod prompted Lang (1944, 1948) to assign the genus to the subfamily Idyanthinae in the Tisbidae.

T. minuta has been recorded from a number of other localities in northwest Europe, the Mediterranean and Argentina. However, examination of some of the illustrated records (Arlt 1983; Pallares 1979) revealed certain morphological discrepancies with Sars' (1909) original description. In addition, some authors (Bodin 1970, 1997; Arlt 1983) have questioned the validity of *T. parva* and considered it a geographical variety of the type species. Finally, re-examination of Norwegian material, initially identified as *T. minuta*, revealed the sympatric occurrence of an as yet undescribed species. A second new species was collected in Antarctica during the ninth winter leg of the Korea Antarctic Research Program (KARP) at King Sejong Station, King George Island.

In this paper we redescribe *T. minuta* on the basis of material from Norway, Helgoland and the southern Celtic Sea, review earlier records of this species and describe two new species from Norway and the Antarctic.

METHODS

Specimens were dissected in lactic acid and the dissected parts were mounted on slides in lactophenol mounting medium. Preparations were sealed with Glyceel® or transparent nail varnish. All drawings have been prepared using a camera lucida on an Olympus BH-2 or a Zeiss Axioskop differential interference contrast microscope.

The descriptive terminology is adopted from Huys *et al.* (1996). Type series are deposited in the collections of the Muséum national d'Histoire naturelle in Paris and The Natural History Museum in London. Scale bars in figures are indicated in µm.

Antarctic specimens were collected in Marian Cove, a glacier-eroded fjord located in front of the King Sejong Station, the Korean Antarctic base (62°13'24.4"S, 58°47'03.4"E) on King George Island, South Shetland Islands (West Antarctica). It is bounded by the Weaver Peninsula on the northwest and by the Barton Peninsula on the southeast, and is bathymetrically separated from Maxwell Bay by a shallow (less than 20 m) submarine sill at the mouth. Small valley glaciers, draining southwest from the cove heads, debauch large amounts of icebergs and turbid melt-water into the cove during the summer months. The intertidal zone consists exclusively of large-sized rocks and gravel which extend into the shallow subtidal zone to about 15-20 m depth. Below this depth the bottom sediment is dominated by very fine mud accounting for over 80% of the upper 90 cm layer in the subtidal zone of Marian Cove (Hong *et al.* 1991).

Sediment samples were taken at about one or two week intervals, from January 22 to October 29, 1996. The water depth of the sampling region ranged between 30-40 m. Bottom sediments were sampled with a free fall corer.

ABBREVIATIONS USED

ae	aesthetasc;
P1-P6	first to sixth thoracopod;
exp(enp)-1(2, 3)	proximal (middle, distal) segment of a ramus;
MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris;
NHM	The Natural History Museum, London.

SYSTEMATICS

Family TISBIDAE Stebbing, 1910
Subfamily IDYANTHINAE Lang, 1944
Genus *Tachidiella* Sars, 1909

TYPE SPECIES. — *Tachidiella minuta* Sars, 1909 [by monotypy].

OTHER SPECIES. — *T. parva* Lang, 1965; *T. kimi* n. sp.; *T. patagonica* n. sp.; *T. reducta* n. sp.

DIAGNOSIS. — Prosome dorsoventrally flattened and distinctly wider than urosome. Posterior margin of cephalothorax and somites bearing P2-P3 with internal crenulate pattern. Original segmentation of ♀ genital double-somite marked by lateral constriction and transverse internal chitinous rib ventrally, laterally and laterodorsally. Copulatory pore moderately large, positioned anteriorly of transverse rib; genital apertures fused medially forming common genital slit. Sexual dimorphism in antennule, P2 endopod, P5, P6 and genital segmentation.

Rostrum large, defined at base. Antennules short, with numerous pinnate setae; 8-segmented in both sexes; in ♀ with aesthetasc on segment 4 and 8 (acrothek); subchirocer in ♂ with geniculation between segments 6 and 7 and aesthetasc on segments 6 (lobate) and 8 (acrothek). Antenna with distinct basis; enp-1 without seta; enp-2 with four lateral and seven distal elements; exopod 2-segmented with armature formula [2,4]. Mandibular palp biramous; basis with four setae; endopod 1-segmented, with three lateral and five distal setae; exopod 2-segmented with setal formula [4,2]. Maxillule with well-developed endopod (six setae) and exopod (three setae); coxa and basis with five and eight elements, respectively. Maxilla with four endites on syncoxa, enditic formula [3,3,3,3]; endopod 3-segmented. Maxilliped highly diagnostic; syncoxa with one short and one very long seta; basis with one spine on palmar margin; endopod indistinctly 2-segmented with setal formula [3,2].

P1-P4 with 3-segmented rami. P1 with six elements on exp-3; endopod not prehensile, enp-2 shortest. P2 enp-1 inner element stout and spiniform. P1-P4 enp-2 with strongly produced outer distal corner; enp-3 outer distal spine remarkably elongate and closely set to two shorter apical setae. P2 enp-3 modified in ♂; represented by asetose, pointed or curved segment. Swimming leg setal formulae:

	Exopod	Endopod
P1	0.1.123	1.1.021
P2	1.1.223	1.2.121 [1.2.0 in ♂]
P3	1.1.323	1.1.[2-3]21
P4	1.1.323	1.1.221

P5 with separate exopod and baseoendopod. Exopod round or ovoid, with four elements. Endopodal lobe well-developed in ♀, trapezoid or subrectangular, with three setae; rudimentary and medially fused in ♂, with two elements.
P6 forming well-developed opercula in ♀, with one vestigial and two well-developed setae; asymmetrical in ♂ (with dextral or sinistral configuration), with two setae and one spine.
Caudal ramus wider than long, with seven setae; seta V frequently swollen in proximal part.

Tachidiella minuta Sars, 1909

TYPE LOCALITY. — Skudesneshavn, SW Norway; depth 20 m.

TYPE MATERIAL. — Zoologisk Museum, Oslo: syntypes, 7 ♀ ♀ in alcohol, reg. No. F 20389.

MATERIAL EXAMINED. — (a) Frierfjord/Langesundfjord, Norway, depth 99 m: 1 ♀ dissected on nine slides (NHM reg. No. 1998.2619); other material (4 ♀ ♀ in alcohol) deposited under NHM reg. Nos 1998.2620-2623; coll. R. Huys, 1985; the identity of this material has been confirmed by one of us (R. H., December 1990) through comparison with Sars' syntypes;
(b) From Dr J.M. Gee: 1 ♀ (NHM reg. No. 1998.2625) dissected on ten slides, and 1 ♂ (NHM reg. No. 1998.2624) dissected on nine slides, respectively; 3 ♀ ♀ and 3 ♂ ♂ in alcohol (NHM reg. No. 1998.2626-2631); collected in southern Celtic Sea; 50°30'N, 7°0'W (IMER station CS2), depth 105 m;
(c) Zoologisches Museum der Universität Kiel, Walter Klie collection: 1 ♀ and 1 ♂ dissected on one slide each (reg. No. Cop 105-106); Helgoland ("Tiefe Rinne"), 04.X.1935, coll. H.W. Schäfer.

REDESCRIPTION

Female

Total body length 388-442 µm (n = 7; $\bar{x}$ = 417 µm; measured from anterior margin of rostrum to posterior margin of caudal rami). Largest width measured at posterior margin of cephalic shield: 147 µm. Urosome narrower than prosome (Fig. 1A).

Cephalothorax with irregularly crenulated internal pattern along posterior margin; pleural areas well-developed, rounded; ornamentation consisting of sensillae and few pores as illustrated in Fig. 1A. Rostrum large (Figs 1A; 2D), 1.2 time as long as basal width, tapering anteriorly; with rounded anterior margin; completely defined at base; with pair of lateral sensillae near apex, and one middorsal plus two dorsolateral pores in anterior third.

Pedigerous somites bearing P2-P3 with irregularly crenulated internal pattern along posterior margin. All prosomites with smooth hyaline frills (Fig. 1A).

Urosome (Fig. 1A, B) 5-segmented, comprising P5-bearing somite, genital double-somite and three free abdominal somites. All urosomites with surface ornamentation consisting of several rows of spinules dorsally and laterally. Hyaline frills of urosomites minutely denticulate. Ventral hind margin with large spinules (Fig. 1B).

Genital double-somite (Fig. 1B) incompletely fused with transverse internal rib all around except middorsally; original segmentation also marked by lateral constriction. Genital field with midventral copulatory pore (arrowed in Fig. 1B) located in median depression; paired integumental pockets and secretory pores present anterior to copulatory pore; gonopores fused medially forming single genital slit covered on both sides by large opercula derived from sixth legs; P6 bearing one pinnate outer seta and one long pinnate seta apically; small spinule-like process representing vestigial seta present near apical seta.

Anal somite (Fig. 1A-C) largely telescoped into penultimate somite; with weakly developed operculum flanked by rows of spinules; ventral hind margin with coarse spinules laterally and fine spinules medially. Pseudoperculum not developed.

Caudal rami (Fig. 1B, C) short, cylindrical, wider than long; each ramus with seven setae: seta I bare, shortest; seta II bare; seta III bare, positioned ventrolaterally; setae IV and V fused basally, well-developed with internal fracture planes, bipinnate; seta V about 1.5 time length of seta IV, somewhat swollen in its proximal region; seta VI bipinnate and well-developed; seta VII tri-articulate at base, positioned at inner distal corner. Ventral posterior margin with row of coarse spinules interrupted by large conical pore.

Antennule (Fig. 2D) short, 8-segmented; segment 2 longest. Armature formula as in *T. kimi* n. sp.

Antennary exopod (Fig. 2E) small, 2-segmented;

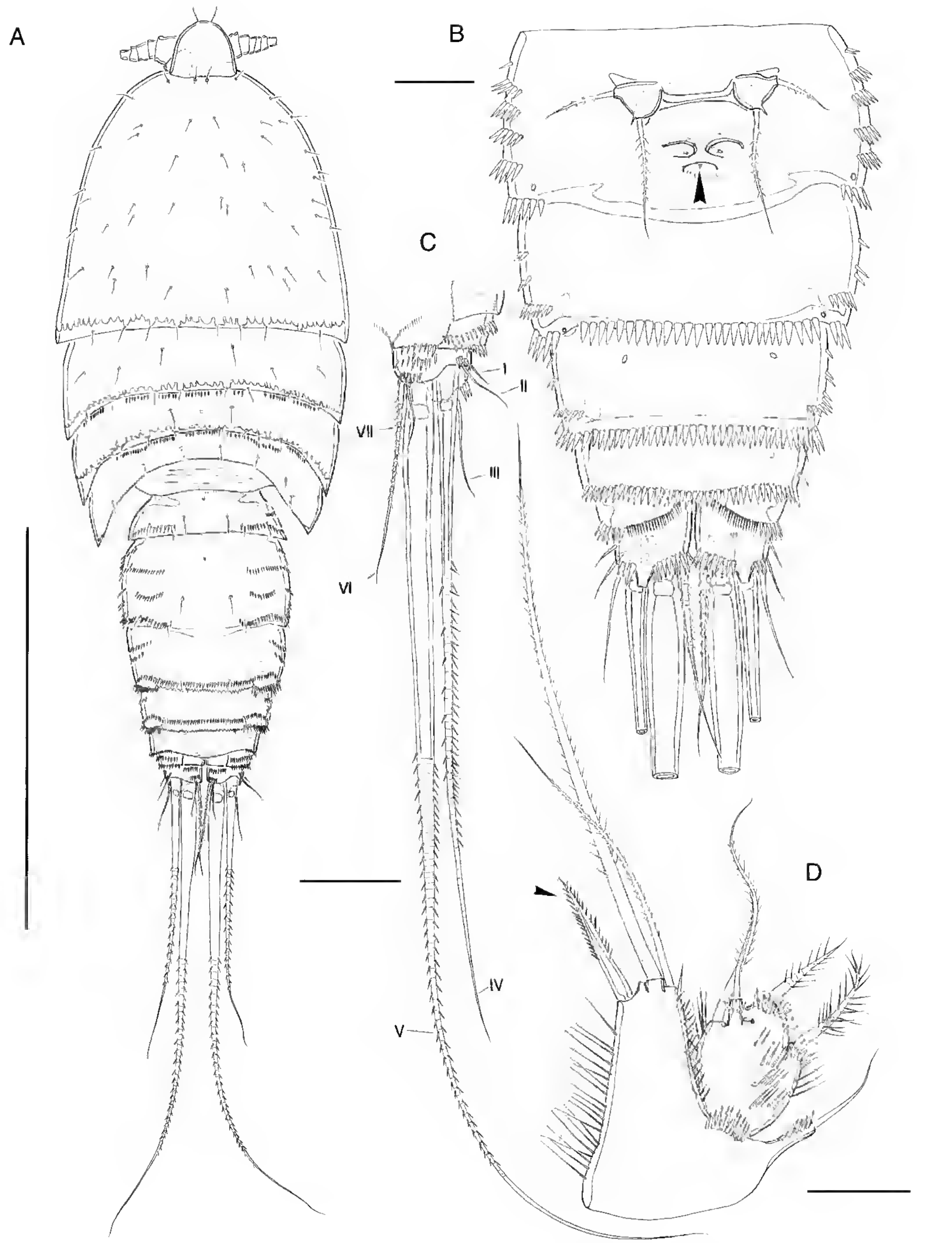


FIG. 1. — *Tachidiella minuta* Sars, 1909 (♀). **A**, habitus, dorsal; **B**, urosome, ventral [excluding P5-bearing somite; copulatory pore arrowed]; **C**, right caudal ramus, dorsal; **D**, P5, anterior [inner spine arrowed]. Scale bars: A, 200 µm; B, D, 20 µm; C, 25 µm.

armature formula [2, 4]; outer distal seta of exp-2 (arrowed in Fig. 2E) strongly reduced, and much smaller than inner distal seta.

Basic structure of mouth parts principally as in Sars' (1909) illustrations; armature as in *T. kimi* n. sp. (see below).

Swimming legs P1-P4 (Figs 2A, B; 3A, B) with wide intercoxal sclerites and well developed praecoxae (not figured). Coxae and bases with anterior and posterior rows of surface spinules as figured. Exopods and endopods 3-segmented.

P1 (Fig. 2A). Basis with one strong, bipinnate spine and long setules along inner margin and with one stout bipinnate spine and few spinules along outer margin. Exp-1 with one stout unipinnate spine; exp-2 with one unipinnate, outer spine and one long, plumose, inner seta ; exp-3 with one bipinnate and three unipinnate spines, and two plumose setae. Endopod about twice as long as exopod; enp-1 with one strong, plumose inner seta; enp-2 with spinous outer distal corner and one long plumose inner seta; enp-3 with one short bipinnate spine flanked by plumose inner seta and long unipinnate outer spine.

P2-P4 (Figs 2B; 3A, B). Basis with plumose seta on outer margin. Segment 1 and 2 of both exopod and endopod with anterior coarse frill at inner distal corner. Endopodal segments with coarse spinules along outer margin; enp-2 with spinous outer distal corner, and 5-6 spinules posteriorly near inner distal corner. P2-P3 endopod slightly longer than and P4 endopod shorter than exopod. Exopodal spines typically serrate, that on P4 exp-1 particularly small. Enp-3 outer distal spine elongate, adjoined by two comparatively short setae. P2-P4 armature formula as follows:

	Exopod	Endopod
P2	1.1.223	1.2.121
P3	1.1.323	1.1.321
P4	1.1.323	1.1.221

Fifth pair of legs (Fig. 1D) not fused to supporting somite; rami separate. Baseoendopod forming distinct outer setophore bearing basal seta and row of spinules. Endopodal lobe trapezoid, extending beyond distal margin of exopod, with one strong, bipinnate inner spine (arrowed in Fig. 1D), one very long, bipinnate apical seta and one bipinnate outer seta; apical and inner elements separated by conical pore; with setules along inner margin and spinules along outer margin and around articulation with exopod. Exopod ovoid with four pinnate elements, inner one longest; anterior surface with rows of spinules and large secretory pore.

Male

More slender than ♀. Body length 323-356 µm (n = 3; $\bar{x}$ = 336 µm; measured from anterior margin of rostrum to posterior margin of caudal rami). Urosome narrower than prosome (Fig. 4A).

Posterior margin of cephalothorax and somites bearing P2-P3 with irregularly crenulated internal pattern as in ♀. Urosome (Fig. 4A, C) 6-segmented, comprising P5-bearing somite, genital somite and four abdominal somites. All urosomites with surface ornamentation consisting of several rows of small spinules laterally and dorsally. Hyaline frills of urosomites minutely denticulate. Ventral hind margin with large spinules as in ♀.

Antennule (Fig. 4B) 8-segmented; subchirocer with geniculation between segments 6 and 7. Segment 1 with several rows of spinules along anterior margin; segment 2 represented by small sclerite along anterior margin; segment 5 consisting of two small sclerites; segment 6 largest, swollen; segment 7 forming dorsal spinous process overlying anterior part of triangular segment 8. Segmental homologies: 1-(I), 2-(II) 3-(III-VIII), 4-(IX-XII), 5-XIII, 6-(XIV-XX), 7-(XXI-XXIII), 8-(XXIV-XXVIII). Armature formula as in *T. kimi* n. sp.; aesthetascs on segments 6 and 8 trilobate.

P2 endopod (Fig. 2C) 3-segmented; modified. Enp-1 and -2 as in ♀. Enp-3 represented by small asetose segment produced distally into blunt extension (arrowed in Fig. 2C) and minute spinous process at two thirds the inner margin length; outer margin with spinules.

Fifth pair of legs (Fig. 4D) defined at base and fused medially. Baseoendopod with long setophore bearing outer basal seta; endopodal lobe

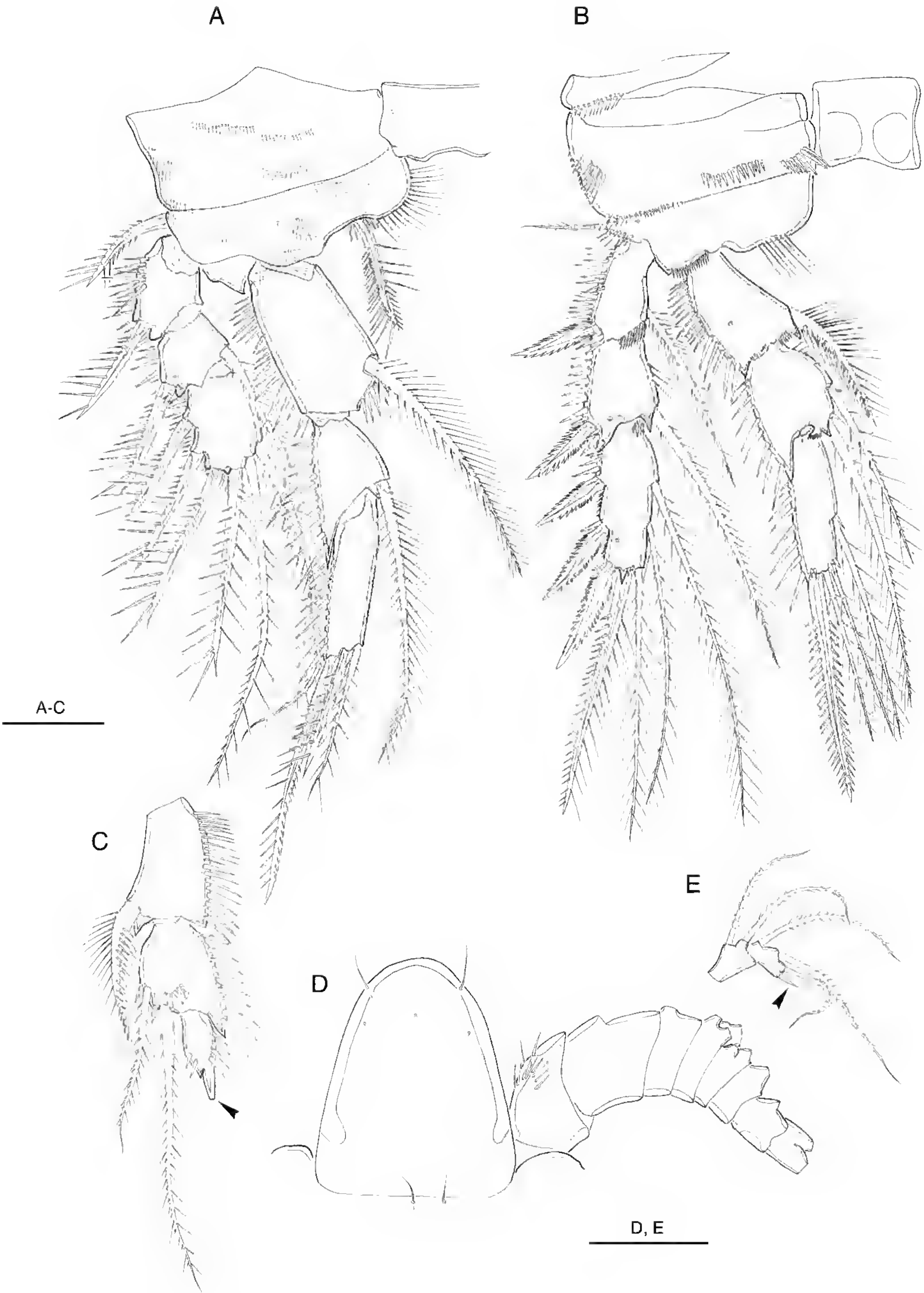


FIG. 2. — *Tachidiella minuta* Sars, 1909. **A**, P1 ♀, posterior; **B**, P2 ♀, anterior; **C**, P2 endopod ♂, posterior [blunt tip of last endopodal segment arrowed]; **D**, rostrum and right antennule ♀ [armature omitted], dorsal; **E**, antennary exopod ♀ [outer distal seta arrowed]. Scale bars: A, C, D, E, 20 µm; B, 25 µm.

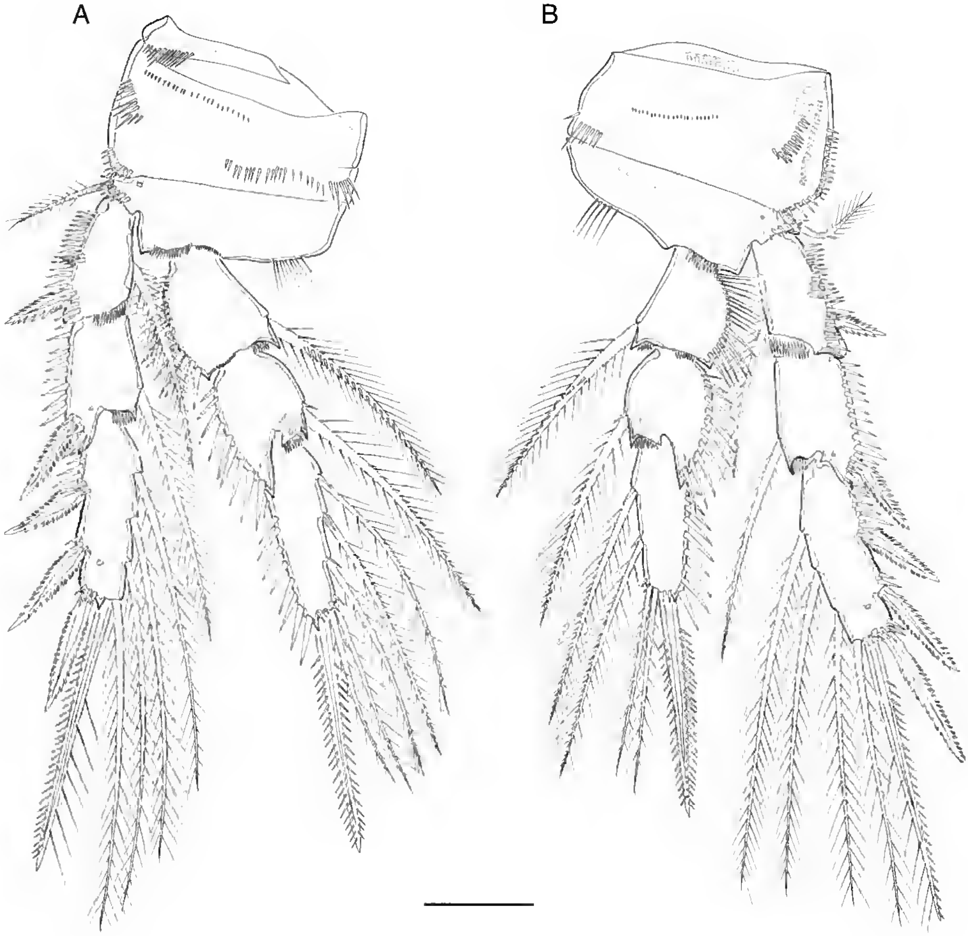


FIG. 3. — *Tachidiella minuta* Sars, 1909 (♀). **A**, P3, anterior; **B**, P4, anterior. Scale bar: 25 μm.

rudimentary, represented by two bare setae, inner one being minute. Exopod ovoid as in ♀, with four bipinnate setae, inner one longest; several rows of marginal spinules as figured.

Sixth pair of legs (Fig. 4C, D) asymmetrical; represented on both sides by well-developed plate (fused to ventral wall of supporting somite along one side; articulating at base and covering gonopore along other side); outer distal corner lobate, bearing one strong bipinnate spine flanked by naked inner and bipinnate outer seta; small spinules present around bases of elements.

REMARKS

Our redescription agrees closely with Sars'(1909) illustrations, except for the following differences which can be attributed to imperfect observation of this small species: (1) the irregularly crenulated hind margin of the cephalothorax and first prosomites was not illustrated; this conspicuous feature was also overlooked by all other authors with the exception of Soyer (1967) who described this margin as "*festonnée*"; (2) Sars described the rostrum as "not defined behind" although his illustration seems to hint at a basal suture; (3)

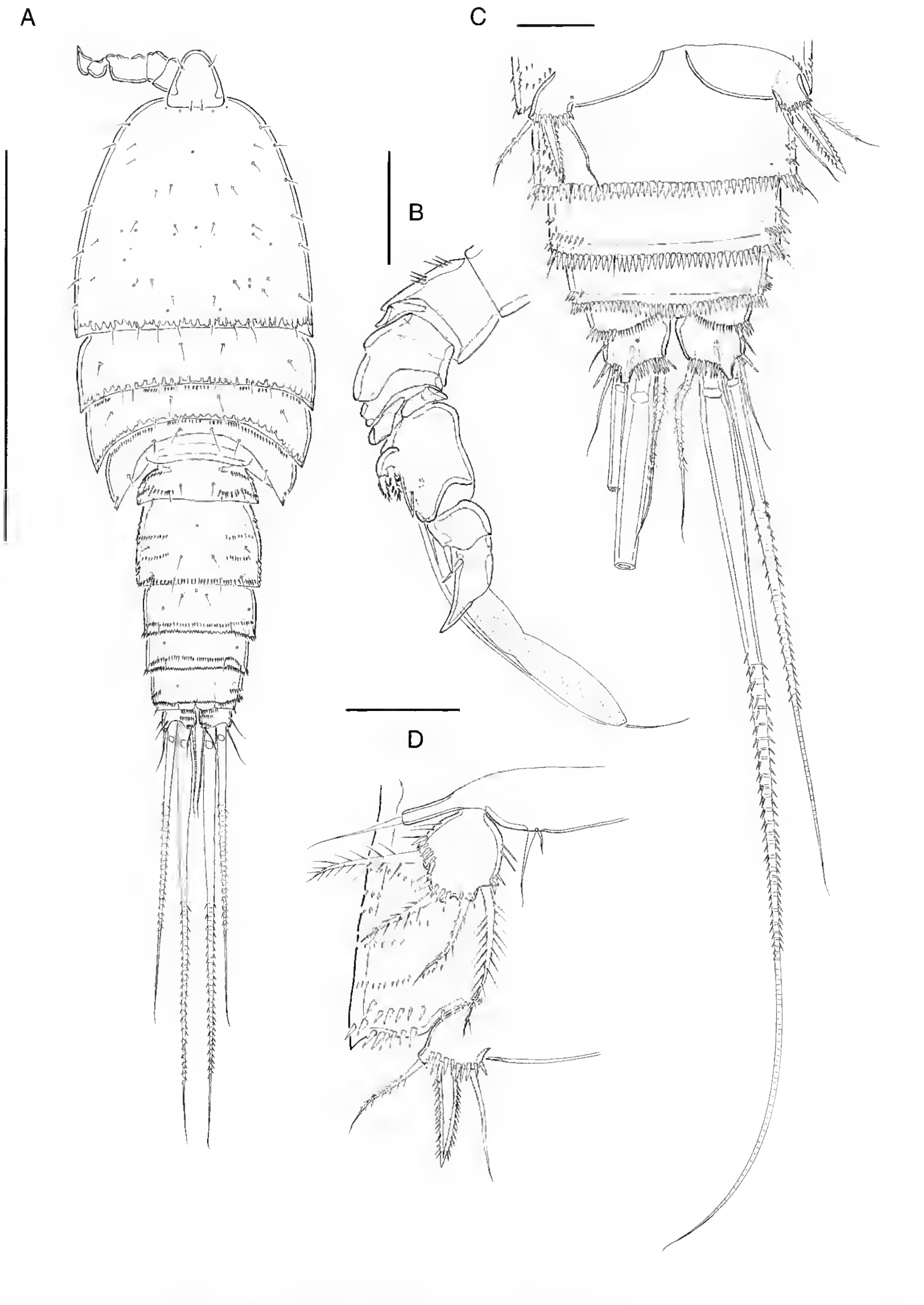


FIG. 4. — *Tachidiella minuta* Sars, 1909 (♂). **A**, habitus, dorsal; **B**, antennule [armature largely omitted]; **C**, urosome [excluding P5-bearing somites], ventral; **D**, P5 and P6, ventral. Scale bars: A, 200 µm; B, C, D, 20 µm.

there is some confusion over the precise setal distribution on the antennary exopod since Sars claimed a total of five setae, two on the proximal and three on the distal segment. Lang (1965) pointed out that Sars had figured three setae on both segments whereas our observation of *T. minuta* and all its congeners revealed four setae on the distal segment, suggesting that Sars had figured the correct number of setae but had drawn the segment boundary in the wrong position; (4) the mandibular endopod was described as 1-segmented; (5) the setal counts on the coxa, basis and endopod of the maxillule are incomplete; (6) the large seta on the maxillipedal syncoxa was overlooked and the endopod was described as 1-segmented.

Soyer (1967) remarked that his single female specimen from Banyuls differed slightly from Sars' description in the swimming leg armature formula, notably in the presence of an inner seta on P2-P3 exp-1. In this respect it should be noted that Lang (1948: 360-361, 364) had already pointed out this oversight and had corrected the formula accordingly.

Males of *T. minuta* are particularly scarce. The three illustrated accounts of the male are all based on a single specimen and differ in some significant aspects from each other (Lang 1948; Klie 1949; Bodin 1970). Lang's description is particularly vague with respect to the male P5 ("*nur durch einige Borsten vertreten*") and his illustration of the male P2 endopod is clearly incorrect (Klie 1949). The long seta figured on the distal endopod segment must originate from either another leg or from the middle segment which was illustrated with only one inner seta. Klie (1949) corrected this misinterpretation but was equally unsuccessful in his observation of the male P5. We have re-examined Klie's material from Helgoland and can confirm that he was dealing with *T. minuta*. Our re-examination agrees in all aspects with Bodin's (1970) excellent illustrations based on his single La Rochelle male.

T. minuta can be differentiated from its known congeners by the following characters: (1) the outer distal seta on the distal antennary exopod segment is very reduced instead of strongly developed; (2) the endopodal lobe of ♀ P5 bears a strong, bipinnate inner spine (arrowed in Fig. 1D) instead of a short bipinnate seta; (3) enp-3 P2 in ♂ has a blunt tip rather than a sharply pointed one.

T. minuta is largely restricted to north-west Europe with a single outlier in the Mediterranean (Soyer 1967). The latter record from Banyuls-sur-Mer is not accompanied by illustrations which could positively identify the species and therefore requires confirmation. Reliable records of the type species include Norway: Skudesneshavn (Sars 1909), Frierfjord/Langesundfjord (present account); Sweden: Gullmar Fjord (Lang 1948); Germany: Helgoland (Klie 1949); Scotland: Loch Nevis (Wells 1965), Forth Estuary (Moore 1987); Isle of Man (Moore 1979); England: Celtic Sea (present account); France: Roscoff (Monard 1935), La Rochelle (Bodin 1970), Baie de Douarnenez (Bodin 1984). The species from Tierra del Fuego figured in Pallares' (1979) description is not conspecific with *T. minuta* (see below *T. patagonica* n. sp.). Arlt's (1983) record of *T. minuta* from the Kattegat almost certainly refers to *T. reducta* n. sp. (see below).

Tachidiella kimi n. sp.

TYPE LOCALITY. — Marian Cove, King George Island, South Shetland Islands, Antarctica.

TYPE MATERIAL. — Holotype ♀ dissected on eleven slides (MNHN-Cp1690); 30.IX.1996. Paratypes are: 1 ♀ dissected on nine slides (NHM reg. No. 1998.2613), 17.IX.1996; 2 ♂ ♂ (MNHN-Cp1691-1692), dissected on six and eight slides, respectively, 5.IX.1996; 1 ♀ (26.I.1996), and 2 ♂ ♂ (5.IX.1996) in alcohol (NHM reg. No. 1998.2614-2616). All specimens are from Marian Cove, King George Island (62°13'24.4"S, 58°47'03.4"E); depth 30-40 m; coll. W. Lee.

ETYMOLOGY. — The species is named after Dr Yeadong Kim who was officer in charge during the 9th winter leg of the KARP.

DESCRIPTION

Female

Total body length 488-498 µm (n = 2; $\bar{x}$ = 493 µm; measured from anterior margin of rostrum to posterior margin of caudal rami). Largest width measured at posterior margin of cephalic shield: 176 µm. Urosome distinctly narrower

than prosome (Fig. 1A). Body somewhat more robust than in *T. minuta*.

Cephalothorax and pedigerous somites bearing P2-P3 with irregularly crenulated internal pattern along posterior margin as in *T. minuta*; pleural areas well developed, rounded; ornamentation consisting of sensillae and few pores as illustrated in Fig. 5A, B. Rostrum large (Fig. 8C), about as long as basal width; with rounded anterior margin; completely defined at base; with pair of tiny sensillae and a middorsal tube-pore near apex (Fig. 8C).

Urosomites (Figs 5A, B; 6A, B) with surface ornamentation consisting of several rows of small spinules laterally and dorsally. Hyaline frills of abdominal somites minutely denticulate. Ventral hind margin with large spinules (longer than in *T. minuta*).

Genital double-somite (Fig. 6A) with original segmentation marked by entire transverse internal rib except middorsally and by lateral constriction. Genital field (Fig. 6A) as in *T. minuta* but copulatory pore larger and positioned more posteriorly (arrowed in Fig. 6A), and paired integumental pockets absent.

Anal somite (Fig. 6A, B) largely telescoped into penultimate somite; with weakly developed operculum flanked by rows of spinules; ventral hind margin with coarse spinules laterally and fine spinules medially. Pseudoperculum not developed.

Caudal rami (Fig. 6A, B) short, cylindrical, wider than long; each ramus with seven setae: setae I-II distinctly longer than in *T. minuta*; seta III bare, positioned ventrolaterally; setae IV and V fused basally, well-developed with internal fracture planes; seta V broken in all specimens examined but presumably longest, not swollen in proximal part and pinnate as in seta IV (cf. ♂ condition); seta VI bipinnate and well developed; seta VII tri-articulate at base, positioned at inner distal corner. Ventral posterior margin with row of coarse spinules interrupted by large conical pore.

Antennule (Fig. 6D, E) short, 8-segmented; with well-developed sclerite around base of segment 1. Segment 1 with spinular rows around anterior margin. Segment 2 longest. Armature formula: 1-[1 pinnate], 2-[11 pinnate], 3-[8 pinnate], 4-[3 pinnate + (1 pinnate + ae)], 5-[2 pinnate], 6-[3 pinnate], 7-[2 bare + 2 pinnate], 8-[4 bare + 2 pinnate + acrothek]. Apical acrothek consisting of small aesthetasc fused basally to one pinnate seta.

Antenna (Fig. 7D, d) 4-segmented, comprising coxa, basis and 2-segmented endopod. Coxa small, without ornamentation. Basis shorter than proximal endopod segment not forming allobasis; with pinnate abexopodal seta distally. Exopod 2-segmented; both segments with one row of spinules apically; armature formula [2, 4]; outer distal seta of exp-2 (arrowed in Fig. 7D) strongly developed, and much longer than inner distal seta. Proximal endopod segment unarmed. Distal endopod segment subequal to proximal one; lateral armature consisting of one minute naked seta (arrowed in Fig. 7D), one geniculate and two pinnate spines; apical armature consisting of one bipinnate spine, one simple and five geniculate setae (simple seta fused basally to geniculate one; Fig. 7E); with one row of spinules on proximal inner margin and two transverse hyaline frills subapically.

Labrum with elaborate spinular ornamentation as in Fig. 9E.

Mandible (Fig. 8D) with well-developed gnathobase bearing several multicuspidate teeth around distal margin and one large pinnate spine at dorsal corner. Palp well-developed, biramous. Basis with four pinnate setae; with long spinules on anterior surface. Exopod 2-segmented, longer than endopod; armature formula [4, 2]; exp-1 with two rows of spinules on anterior surface, proximal seta medially displaced; exp-2 very small. Endopod 1-segmented, with three pinnate lateral setae, and one pinnate plus four bare setae distally.

Paragnaths well-developed lobes; with ornamentation pattern as in Fig. 9F.

Maxillule (Fig. 10C, D). Praecoxal arthrite strongly developed, with two naked setae on anterior surface, ten spines/setae around distal margin, and transverse row of spinules on posterior surface. Coxal endite with one naked seta, four pinnate spines/setae and transverse row of spinules anteriorly. Basis with one strong pinnate spine and seven pinnate setae and two transverse rows of spinules anteriorly. Endopod 1-segmented with six pinnate setae and anterior row of spinules. Exopod 1-segmented, with three plumose

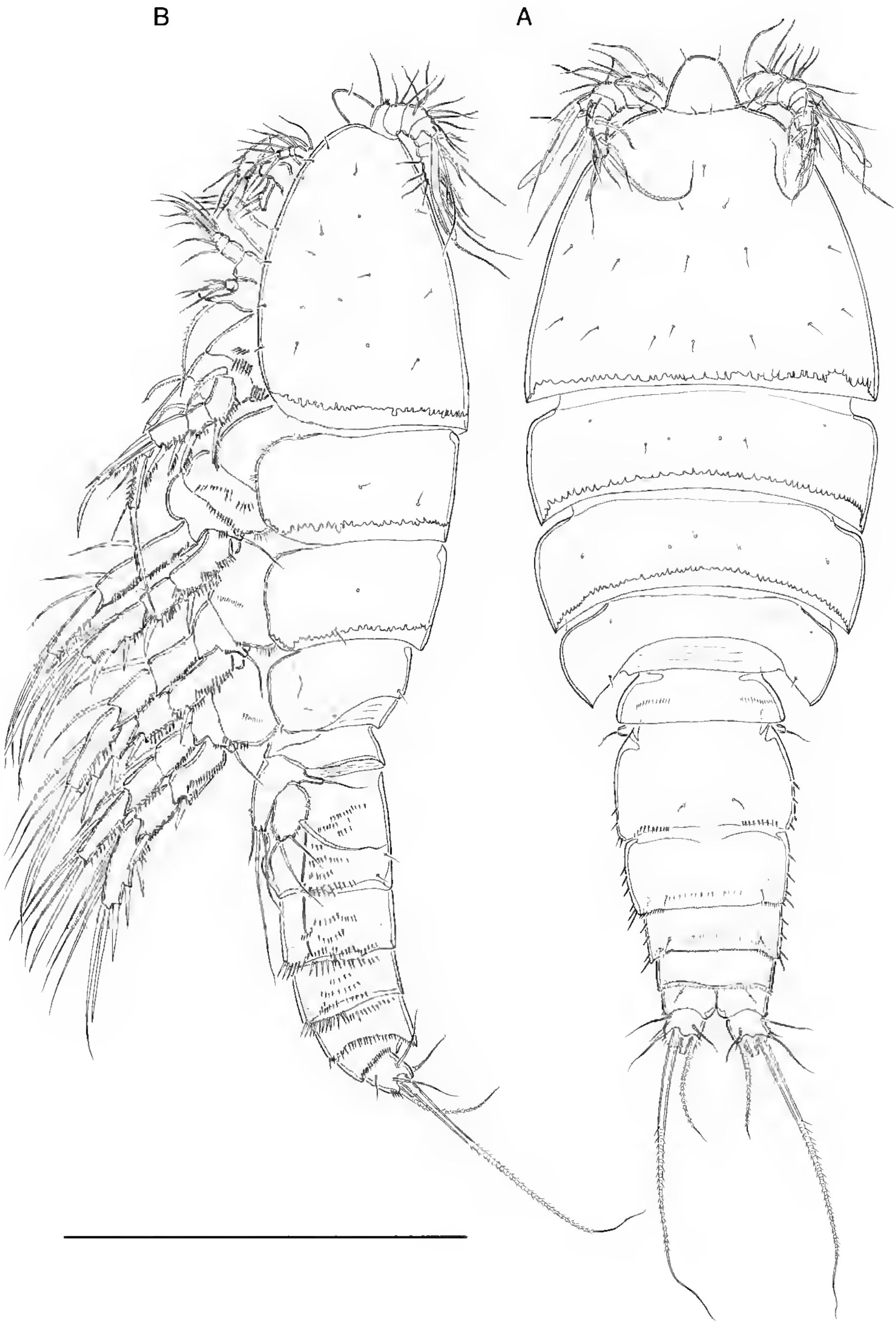


FIG. 5. — *Tachidiella kimi* n. sp. (♀). **A**, habitus, dorsal; **B**, habitus, lateral. Scale bar: 200 µm.

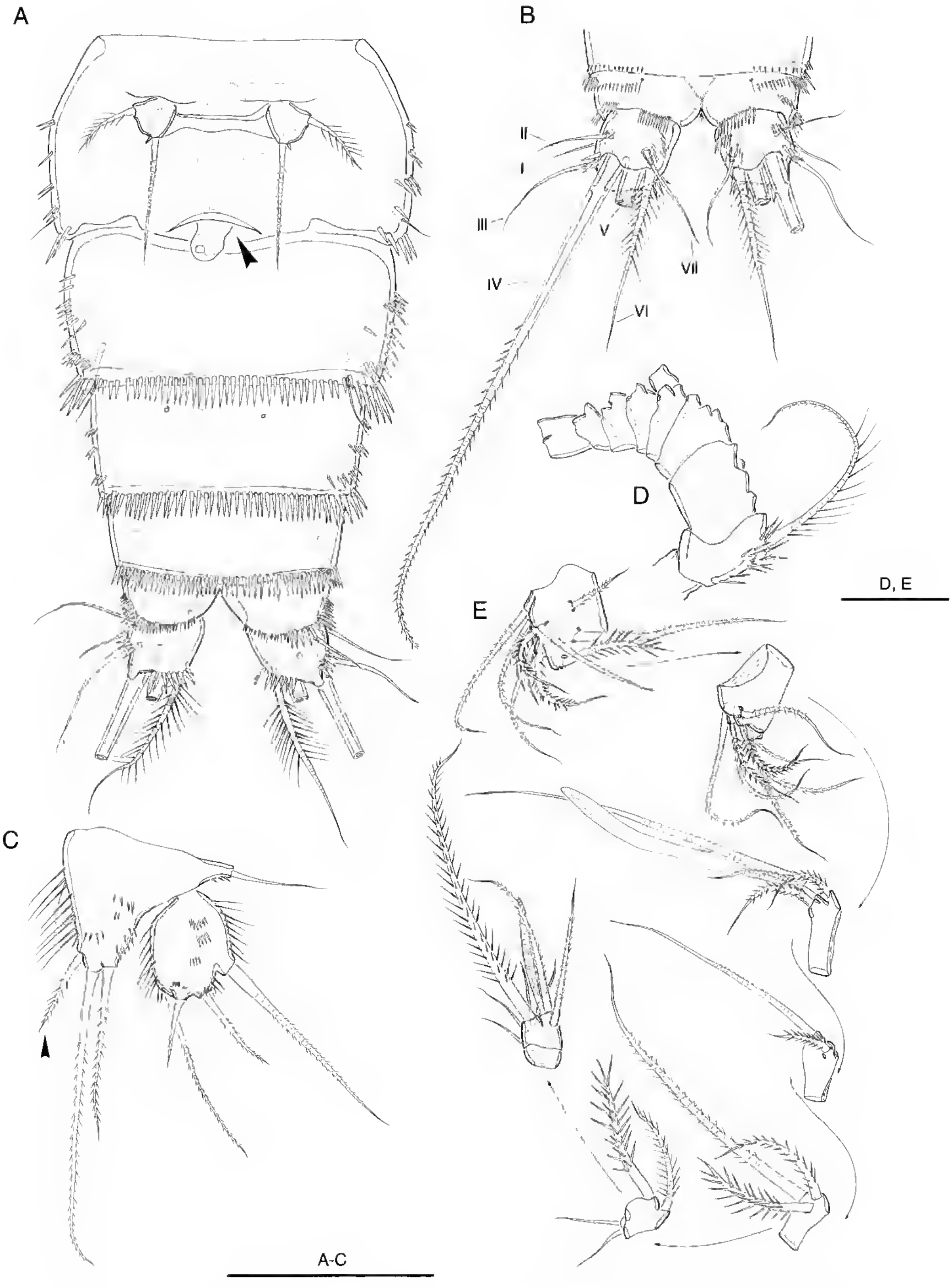


FIG. 6. — *Tachidiella kimi* n. sp. (♀). **A**, urosome [excluding P5-bearing somite; copulatory pore arrowed], ventral; **B**, anal somite and caudal rami, dorsal; **C**, P5, posterior [inner seta arrowed]; **D**, antennule [armature of segments 2-8 omitted]; **E**, antennulary segments 2-8. Scale bars: A, B, C, 50 µm; D, E, 20 µm.

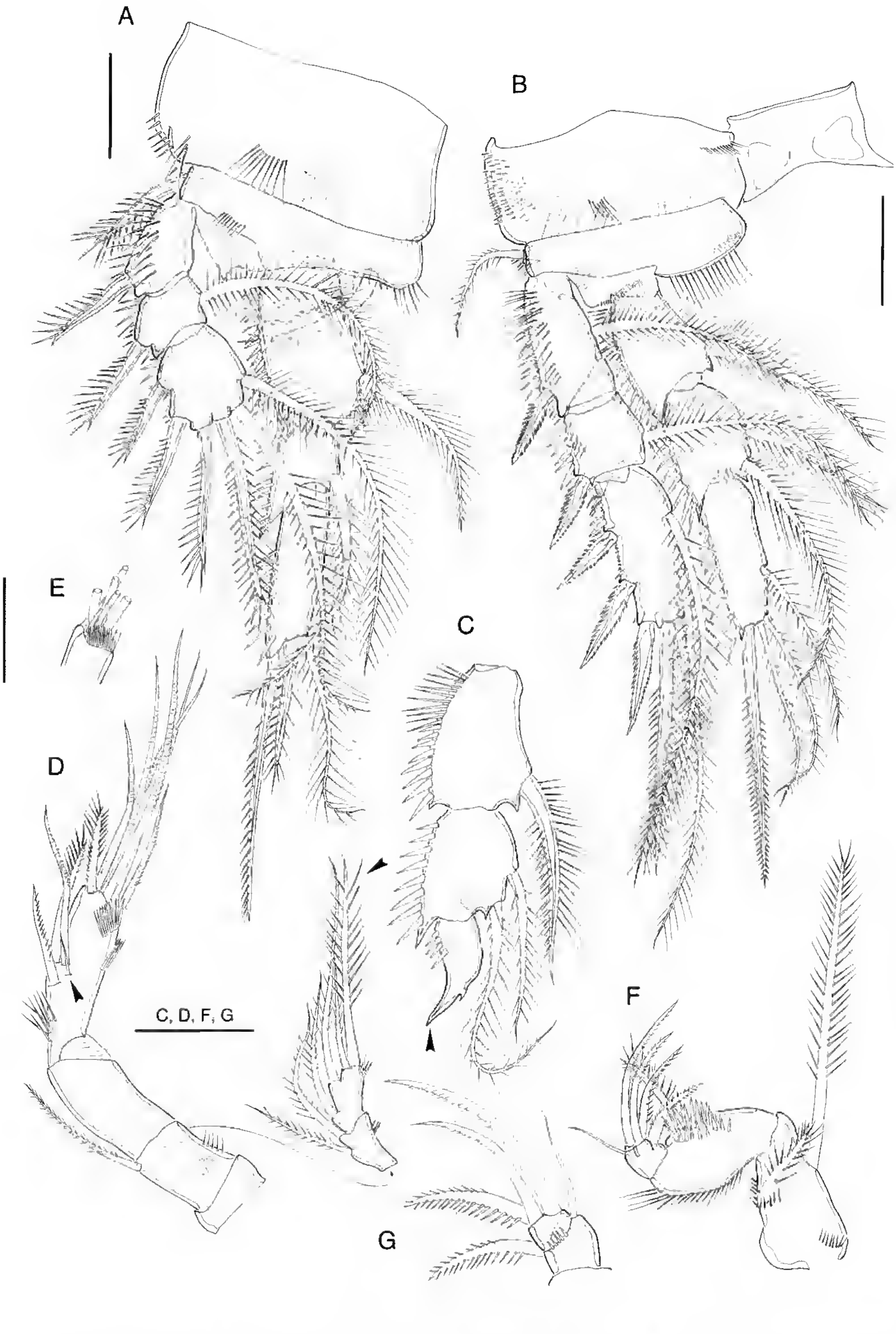


FIG. 7. — *Tachidiella kimi* n. sp. **A**, P1 ♀, posterior; **B**, P2 ♀, posterior; **C**, P2 endopod ♂, anterior [tip of last segment arrowed]; **D**, antenna ♀ [with exopod disarticulated; small lateral element on endopod and outer distal seta on exp-2 arrowed]; **E**, distal part of antennary endopod; **F**, maxilliped ♀; **G**, maxillipedal endopod ♀. Scale bars: 20 µm.

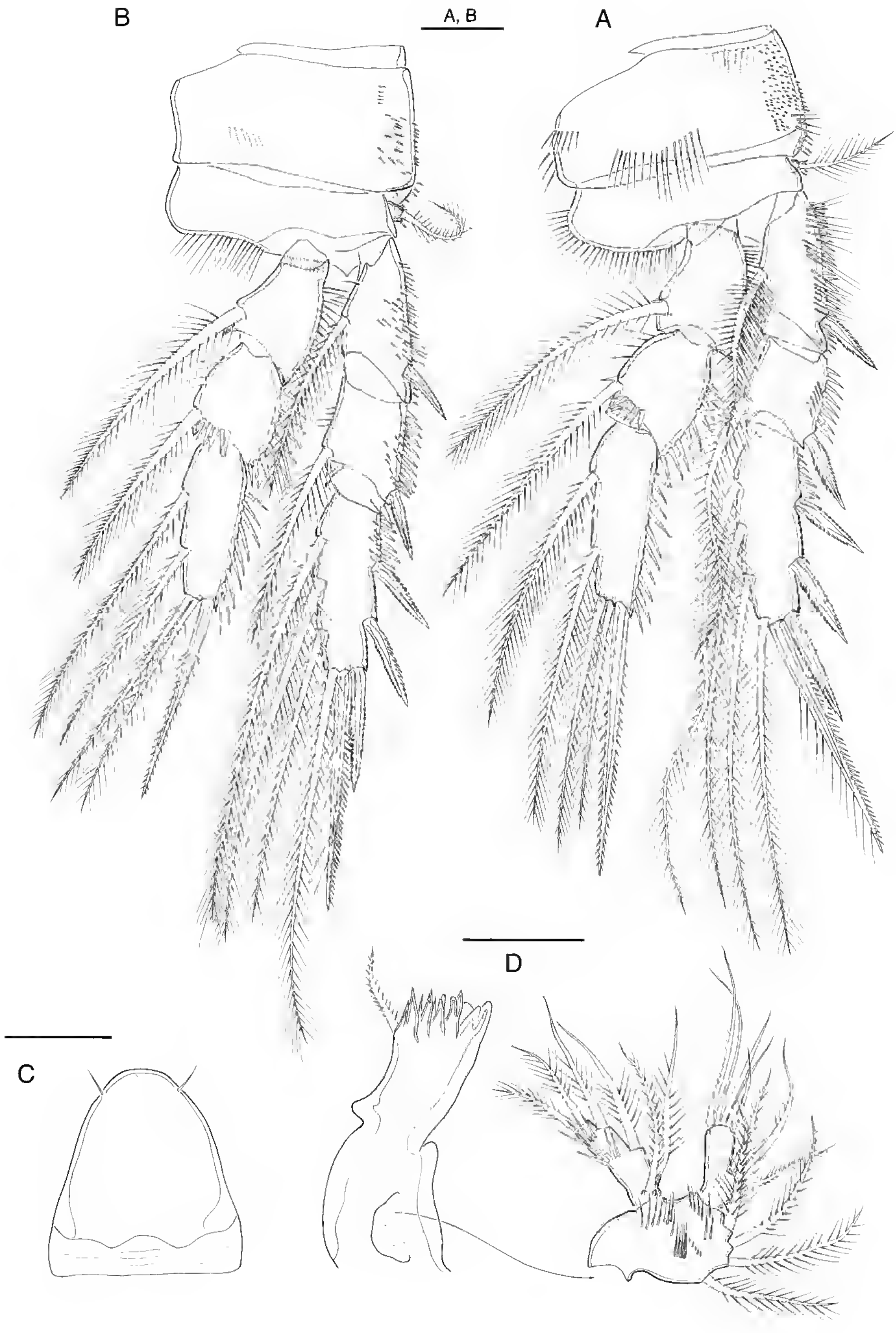


FIG. 8. — *Tachidiella kimi* n. sp. (♀). **A**, P3, posterior; **B**, P4, posterior; **C**, rostrum, ventral; **D**, mandible [with palp disarticulated]. Scale bar: 20 µm.

setae and row of setules on inner lateral margin.
Maxilla (Fig. 10E, F). Syncoxa with four endites (two praecoxal, two coxal); outer margin with rows of spinules; all endites with anterior transverse row of spinules. Praecoxal endites fused basally; proximal endite with two setae and one pinnate spine; distal endite with one seta and two pinnate spines. Proximal coxal endite with one pinnate seta and two pinnate spines; distal coxal endite with one naked seta and two pinnate elements. Allobasis drawn out into strong, slightly curved claw; with small spinules on anterior surface; accessory armature consisting of one pinnate small claw and one bare seta on anterior surface, one naked seta on posterior surface, and two bare setae near insertion of endopod. Endopod 3-segmented; enp-1 and -2 with two geniculate setae; enp-3 with one geniculate, one naked and two plumose setae.
Maxilliped (Fig. 7F, G). Syncoxa with one short pinnate spine on outer distal margin and one very long bipinnate spine on inner margin; with small rows of spinules on anterior surface. Basis with one coarse pinnate spine on distal palmar margin; with one row of setules along outer margin, and two longitudinal spinular rows along palmar margin. Endopod 2-segmented; enp-1 with one naked outer seta and two bipinnate spines, enp-2 with two geniculate apical setae.
Swimming legs P1-P4 (Figs 7A, B; 8A, B) with wide intercoxal sclerites and well-developed praecoxae (not figured). Coxae and bases with anterior and posterior rows of surface spinules as figured. Exopods and endopods 3-segmented.
P1 (Fig. 7A) as in *T. minuta* except for inner seta of enp-1 which is distinctly longer.
P2-P4 (Figs 7B; 8A, B) with armature formula as follows:

	Exopod	Endopod
P2	1.1.223	1.2.121
P3	1.1.323	1.1.221
P4	1.1.323	1.1.221

P5 (Fig. 6C) baseoendopod with short, outer setophore bearing basal seta and row of spinules. Endopodal lobe trapezoid, not extending beyond distal margin of exopod; with one small, bipinnate inner seta (arrowed in Fig. 6C), one bipinnate apical seta (longest) and one bipinnate outer seta; with rows of short spinules on anterior surface and along outer margin, and long setules along inner margin. Exopod ovoid with one bipinnate outer seta (longest), two short bipinnate setae apically, and one long, bipinnate inner seta; outer seta and apical setae arising from small cylindrical processes; one secretory pore on anterior surface; several rows of small spinules on anterior surface, and dense long setules along inner and outer margins.

Male
More slender than ♀. Body length 416-472 µm (n = 3; $\bar{x}$ = 440 µm; measured from anterior margin of rostrum to posterior margin of caudal rami). Largest width measured at posterior margin of cephalic shield: 121 µm. Urosome narrower than prosome (Fig. 9A). Posterior margin of cephalothorax and somites bearing P2-P3 with irregularly crenulated internal pattern as in ♀.
Urosome (Fig. 9A, C) 6-segmented, comprising P5-bearing somite, genital somite and four abdominal somites All urosomites with surface ornamentation consisting of several rows of small spinules laterally and dorsally. Hyaline frills of urosomites minutely denticulate. Ventral hind margin with large spinules as in ♀. Caudal rami as in ♀ (Fig. 9B); caudal seta V longer than total urosome length, proximal part not swollen.
Antennule (Fig. 10A, B) 8-segmented; subchirocer with geniculation between segments 6 and 7. Segment 1 with several rows of spinules along anterior margin. Segment 2 represented by small sclerite along anterior margin. Segment 5 consisting of two small sclerites. Segment 6 largest; swollen. Segment 7 forming dorsal spinous process overlying anterior part of triangular segment 8. Segmental homologies: 1-I, 2-(II) 3-(III-VIII), 4-(IX-XII), 5-XIII, 6-(XIV-XX), 7-(XXI-XXIII), 8-(XXIV-XXVIII). Armature formula: 1-[1 pinnate], 2-[1 pinnate], 3-[4 + 6 pinnate], 4-[3 + 5 pinnate], 5-[2 pinnate], 6-[1 striated + 9 pinnate + 3 spinous processes + (1 + ae)], 7-[1 striated + 3 spinous processes], 8-[9 + 1 spinous process + acrothek]. Aesthetasc on segment 6 very large, bilobate. Apical acrothek consisting of

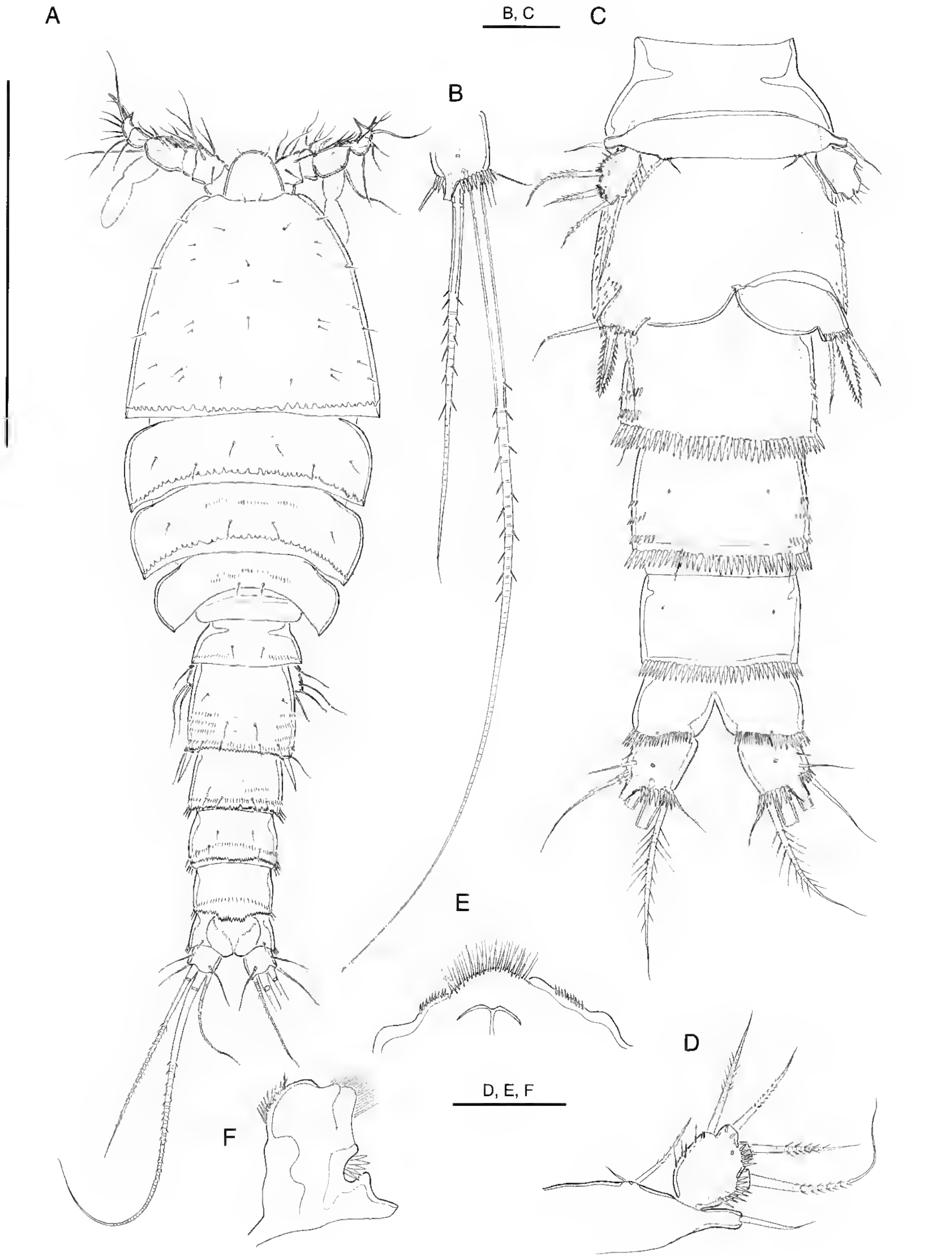


FIG. 9. — *Tachidiella kimi* n. sp. **A**, habitus ♂, dorsal; **B**, left caudal ramus ♂, ventral; **C**, urosome ♂, ventral; **D**, P5 ♂, anterior; **E**, labrum ♀; **F**, paragnath ♀. Scale bars: A, 200 µm; B-F, 20 µm.

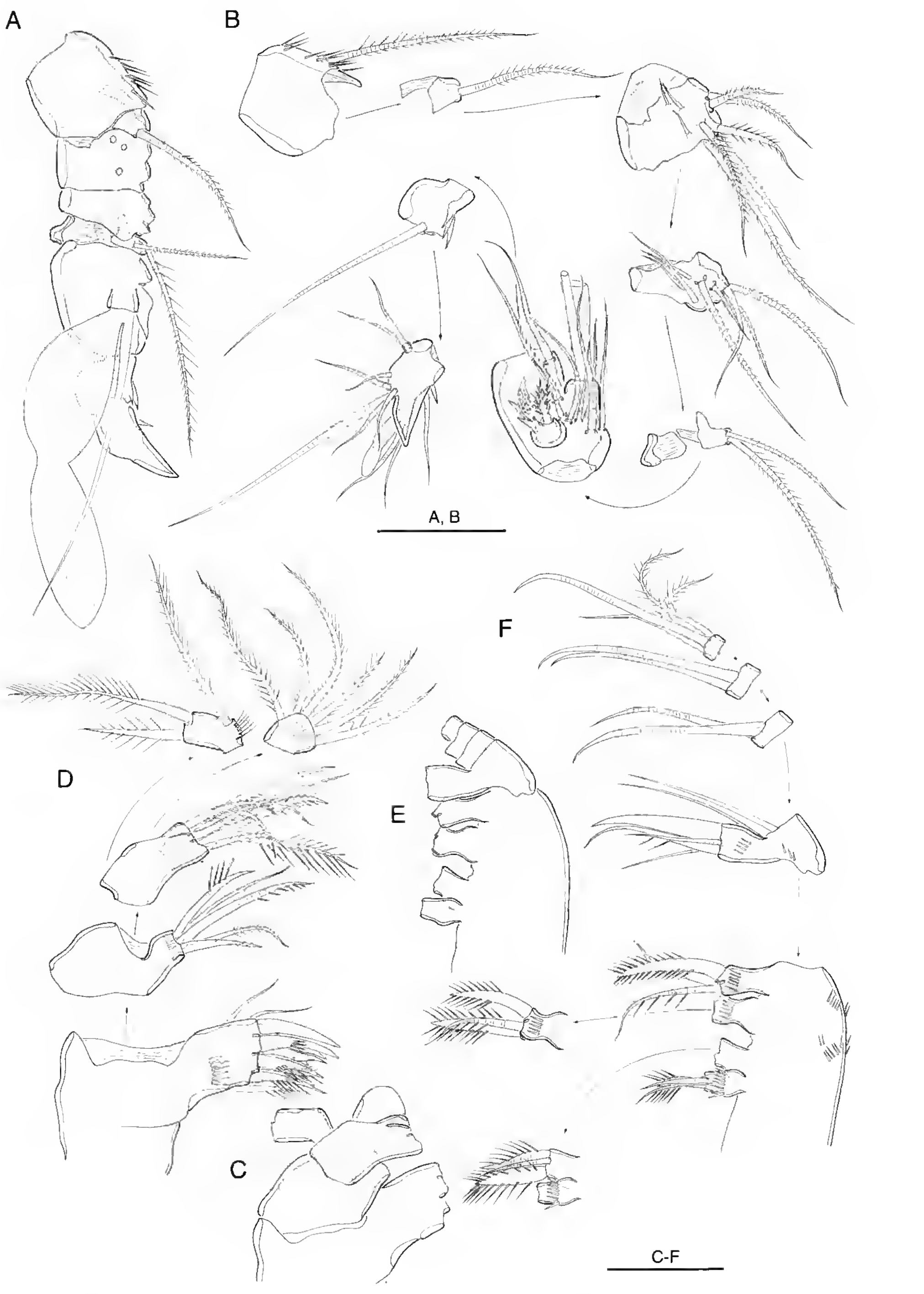


FIG. 10. — *Tachidiella kimi* n. sp. **A**, antennule ♂ [armature largely omitted]; **B**, antennulary segments 1-8; **C**, contours of maxillule ♀; **D**, maxillule ♀ [disarticulated]; **E**, contours of maxilla ♀; **F**, maxilla ♀ [disarticulated]. Scale bars: 20 µm.

short bilobate aesthetasc and one striated seta. Spinous processes on segments 6, 7 and 8 representing modified elements.

P2 endopod (Fig. 7C) 3-segmented; modified. Enp-1 and -2 as in ♀; enp-3 represented by small, outwardly curved segment with pointed extension (arrowed in Fig. 7C) and minute sharp process at two thirds the inner margin length; with several spinules along proximal outer margin.

P5 (Fig. 9C, D) baseoendopod with distinct setophore bearing outer basal seta; endopodal lobe rudimentary, represented by one minute, naked inner seta and one pinnate outer seta. Exopod ovoid as in ♀, with four bipinnate setae, outer one longest; several rows of marginal spinules as figured.

Sixth pair of legs (Fig. 9C) as in *T. minuta*.

REMARKS

T. kimi n. sp. is most closely related to *T. reducta* n. sp. from Norway (see below). Both species have only two inner setae on P3 enp-3 and share the short endopodal lobe on the ♀ P5. *T. kimi* n. sp. can be distinguished from its Norwegian congener by the form of the caudal seta V which is not dilated in the proximal part, the large copulatory pore and the normally developed inner setae on P2-P4 enp-3 and P4 exp-3. The pointed, cutely recurved distal segment of the male P2 endopod is a noteworthy feature in this species.

Tachidiella reducta n. sp.

TYPE LOCALITY. — Frierfjord/Langesundfjord, Norway; depth 99 m; muddy substrate.

TYPE MATERIAL. — Holotype ♀ dissected on nine slides (MNHN-Cp1693); paratypes are 1 ♀ (MNHN-Cp1694) and 2 ♀ ♀ (NHM reg. No. 1998.2617-2618) in alcohol; coll. R. Huys, 1985.

ETYMOLOGY. — The species name refers to the reduction in length of some inner setae on P2-P4.

DESCRIPTION

Female

Total body length 326-363 µm (n = 4; $\bar{x}$ = 345 µm; measured from anterior margin of rostrum to posterior margin of caudal rami). Largest width measured at posterior margin of cephalic shield: 129 µm. Urosome narrower than prosome (Fig. 11A).

Cephalothorax and pedigerous somites bearing P2-P3 with irregularly crenulated posterior margin as in *T. minuta*; pleural areas well-developed, rounded; ornamentation consisting of sensillae and few pores as illustrated in Fig. 11A. Rostrum large (Fig. 12A), about as long as basal width; with rounded anterior margin; completely defined at base; with pair of tiny sensillae and a middorsal tube-pore near apex (Fig. 12A).

Urosomites (Fig. 11A, B) with surface ornamentation consisting of several rows of small spinules laterally and dorsally. Hyaline frills of abdominal somites minutely denticulate. Ventral hind margin with long spinules (longer than in *T. minuta*).

Genital double-somite (Fig. 11B) with original segmentation marked by entire transverse internal rib except middorsally and by lateral constriction. Genital field (Fig. 11B) as in *T. minuta* but copulatory pore positioned more posteriorly (arrowed in Fig. 11B) at level of transverse rib; paired integumental pockets present.

Anal somite (Fig. 11A, B) largely telescoped into penultimate somite; with weakly developed operculum; ventral hind margin with coarse spinules laterally and fine spinules medially.

Caudal rami (Fig. 11A, B) short, cylindrical, wider than long; each ramus with seven setae: setae I-II distinctly longer than in *T. minuta*; seta III bare, positioned ventrolaterally; setae IV and V fused basally, well-developed with internal fracture planes, bipinnate; seta V longest, swollen in proximal part; seta VI bipinnate and well-developed; seta VII tri-articulate at base, positioned at inner distal corner. Ventral posterior margin with row of coarse spinules interrupted by large conical pore.

Antennule (Fig. 12B) 8-segmented; with well-developed sclerite around base of segment 1. Segment 2 longest. Armature formula as in *T. kimi* n. sp.

Antennary exopod (Fig. 12C) small, 2-segmented; distal segment with one row of spinules apically; armature formula [2, 4]; segment 2 with outer distal seta strongly developed (arrowed in Fig. 12C), and much longer than inner distal seta; inner distal seta short and reduced

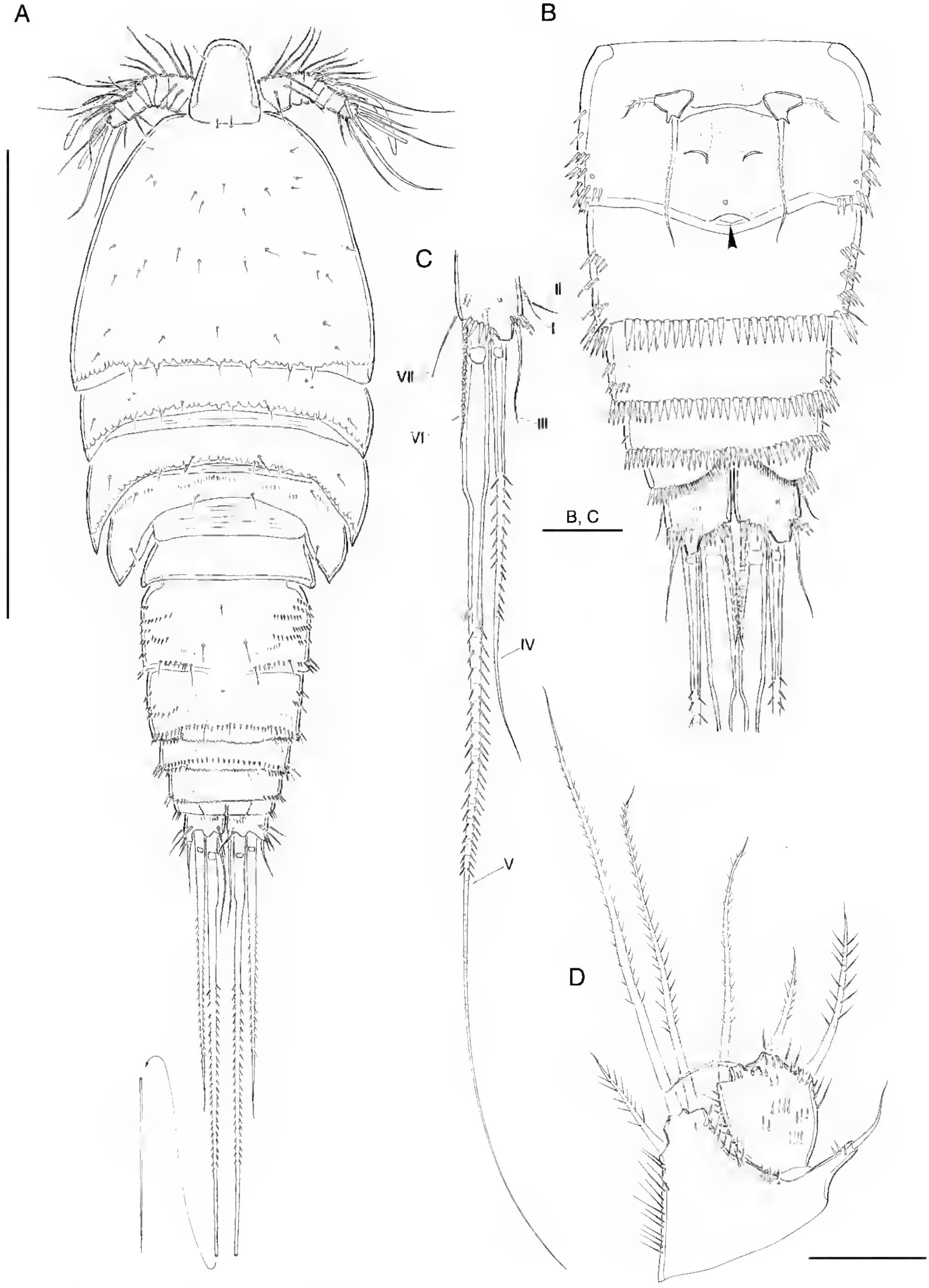


FIG. 11. — *Tachidiella reducta* n. sp. (♀). **A**, habitus, dorsal; **B**, urosome, ventral [excluding P5-bearing somite; copulatory pore arrowed]; **C**, left caudal ramus, ventral; **D**, P5, anterior. Scale bars: A, 200 µm; B-D, 20 µm.

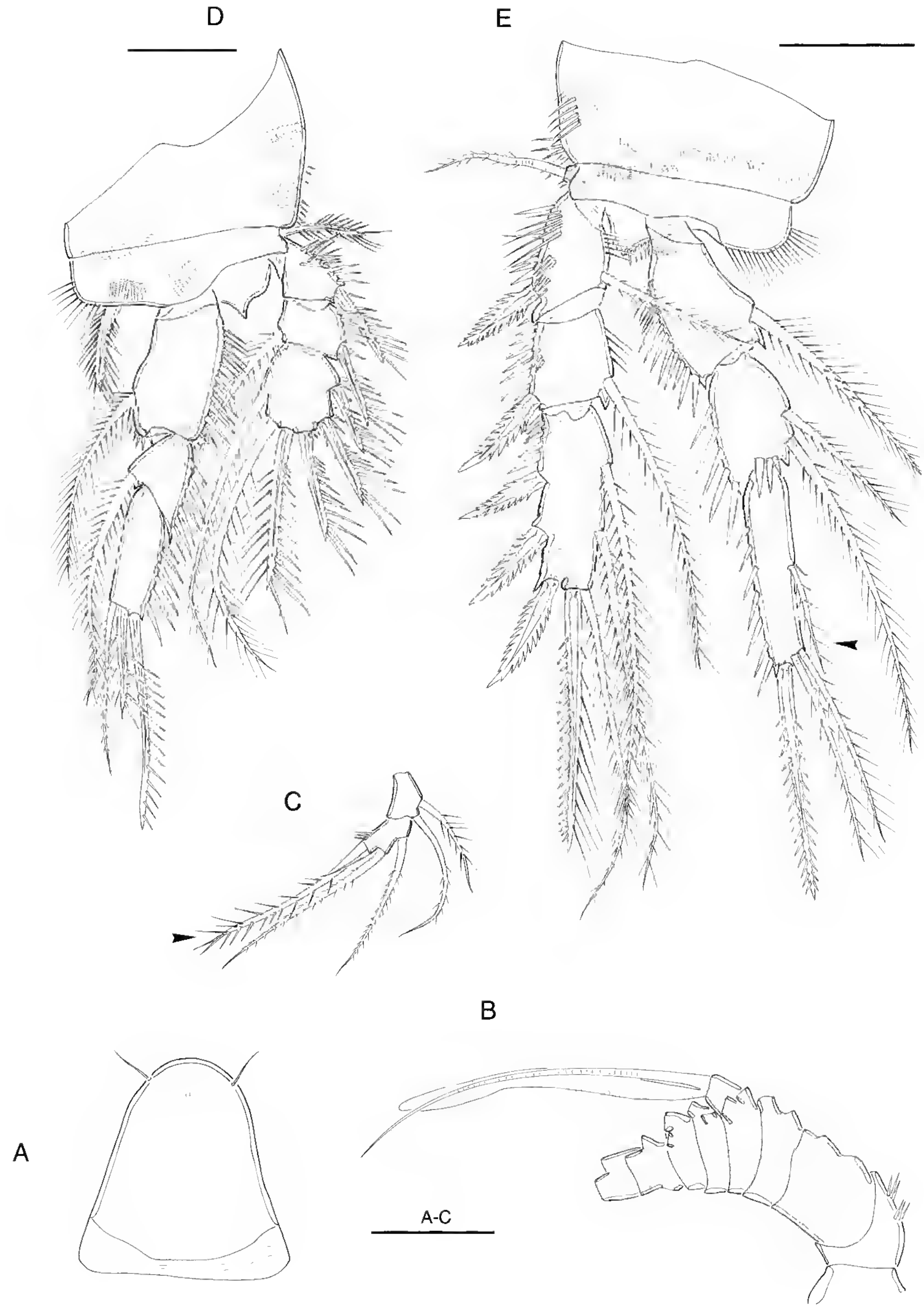


FIG. 12. — *Tachidiella reducta* n. sp. (♀). **A**, rostrum, dorsal; **B**, antennule [armature omitted]; **C**, antennary exopod [outer distal seta on exp-2 arrowed]; **D**, P1, posterior; **E**, P2, posterior [inner seta on enp-3 arrowed]. Scale bars: A, B, C, D, 20 µm; E, 25 µm.

Swimming legs P1-P4 (Figs 12D, E; 13A, B) with wide intercoxal sclerites and well-developed praecoxae. Intercoxal sclerites with row of small spinules on anterior distal margin. Coxae and bases with anterior and posterior rows of surface spinules as figured.
P1 (Fig. 12D) as in *T. minuta.*
P2-P4 (Figs 12E; 13A, B). Outer exopodal spines of P2-P4 coarsely pectinate. P2 endopod (and particularly enp-3) much longer than in *T. minuta*; inner seta of enp-1 distinctly longer than in *T. minuta*, that of enp-3 (arrowed in Fig. 12E) markedly reduced in length. P3 endopod slightly longer than exopod; distal inner seta of enp-3 (arrowed in Fig. 13A) reduced in length. P4 endopod subequal to exopod; distal inner seta of enp-3 and exp-3 (arrowed in Fig. 13B) reduced in length. Armature formula as follows:

	Exopod	Endopod
P2	1.1.223	1.2.121
P3	1.1.323	1.1.221
P4	1.1.323	1.1.221

P5 (Fig. 11D) baseoendopod with distinct, outer setophore bearing short basal seta and row of spinules. Endopodal lobe trapezoid, not extending to distal margin of exopod, with one bipinnate outer seta and one bipinnate seta apically (longest), and one small bipinnate inner seta; spinules along inner and outer margins. Exopod ovoid with one bipinnate outer seta, two short bipinnate setae apically, and one long bipinnate inner seta (longest); one secretory pore on anterior surface; several rows of small spinules on anterior surface, and long setules along inner and outer margins.

Male
Unknown.

REMARKS
The relationship of this species to *T. kimi* has already been discussed (see above). The most striking character of *T. reducta* n. sp. is the reduction in length of the distal inner seta on P2-P4 enp-3 and P4 exp-3. Both *T. minuta* and *T. reducta* display a reduced and a well-developed seta on the apex of the distal antennary exopod segment, however in the latter it is the inner distal seta that has undergone reduction (compare Figs 2E and 12C).The row of small spinules on the intercoxal sclerite of the swimming legs is a unique characteristic for this species.
Arlt (1983) figured the female P5 of a *Tachidiella* specimen which he identified as *T. minuta* on the basis of the number of setae on the exopod. This specimen which was collected in the Kattegat (Baltic) also resembled *T. parva* in the relative proportion of the endopodal lobe which led Arlt to believe that the latter was only a geographical variety of *T. minuta*. From the shape of the endopodal lobe and relative length of the setae there is little doubt, however, that the author was dealing with *T. reducta.*

Tachidiella parva Lang, 1965

TYPE LOCALITY. — Monterey Bay, off Hopkins Marine Station, California, U.S.A.; sand with detritus, depth 26 m.

TYPE MATERIAL. — Naturhistoriska Museet, Stockholm: syntypes (3 ♀ ♀ in alcohol), reg. No. 501.

REMARKS
Lang's (1965) description, which was based on females only, contains some significant deficiencies or misinterpretations. His statement that the rostrum is not defined at base and "without sensory setae" is doubtful since in all other congeners the rostrum is clearly articulating and provided with sensillae. Such marked variation is unlikely to be found within a single genus. The armature formula [3, 3] of the antennary exopod which according to Lang (1965: 150) is also found in the type species *T. minuta* is similarly doubtful. We suspect that the distal seta on the proximal exopodal segment in Lang's fig. 80a really belongs to the distal segment, implying a [2, 4] formula as in all other species of the genus. The presence of only three setae on the mandibular basis also requires confirmation since in other *Tachidiella* species a total of four setae is recorded. Bodin (1970) pointed out the internal inconsistency between the description of

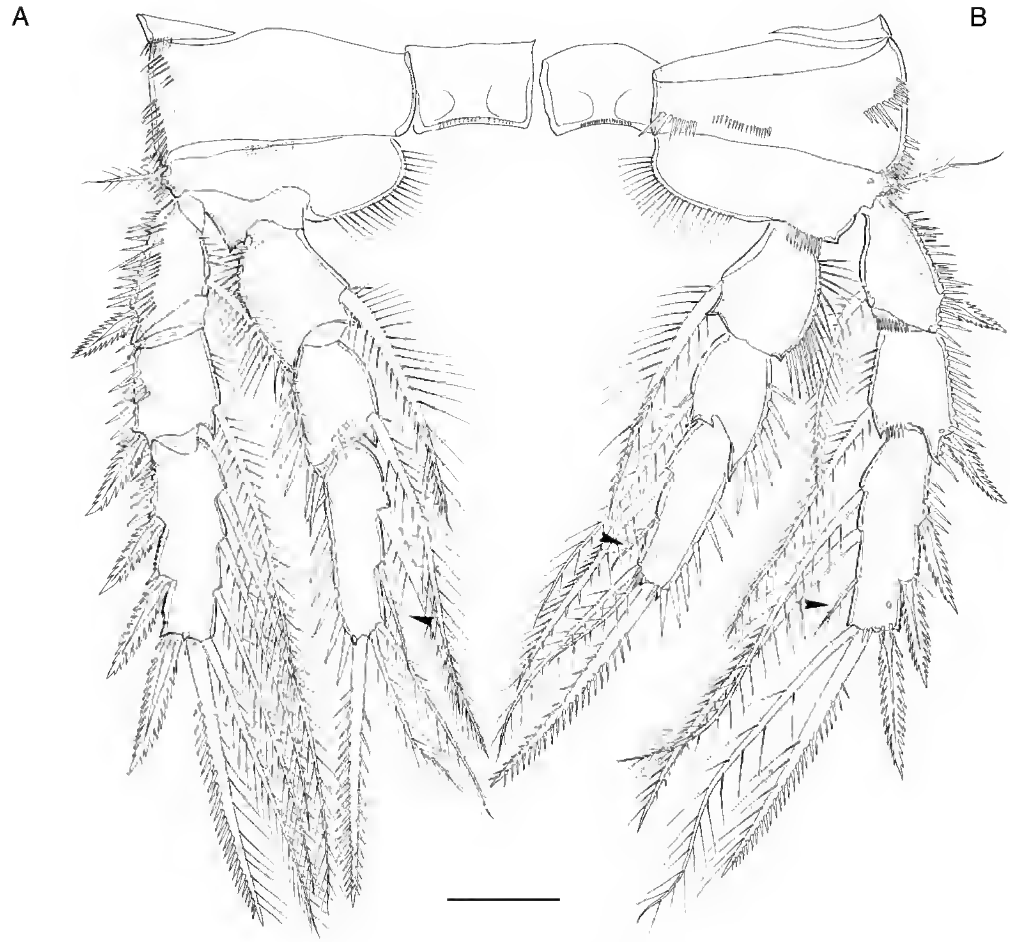


FIG. 13. — *Tachidiella reducta* n. sp. (♀). **A**, P3, posterior [short inner seta on enp-3 arrowed]; **B**, P4, anterior [short inner setae on exp-3 and enp-3 arrowed]. Scale bar: 20 µm.

T. parva and the accompanying species key. The latter, which is based solely on P5 characters, implies five exopodal setae for *T. parva* which is in contradiction with Lang's text and fig. 81c, illustrating only four setae on the exopod.

Lang (1965) differentiated *T. parva* from *T. minuta* on the basis of the long setae and spines on P1 exp-3, the caudal rami and the P5. Bodin (1970) remarked that there was no distinct difference in the length of the setae and spines of P1 exp-3 between Lang's *T. parva* and his own material of *T. minuta* from La Rochelle, an observation which was confirmed by the present redescription. Pending the discovery of the male of *T. parva*, Bodin (1970) suggested to consider this species as a junior synonym or at most a geographical variety of *T. typica*. In his catalogue (1997 and earlier editions) *T. parva* was subsequently ranked as a "*species incerta*". Arlt (1983) also believed that *T. parva* was probably only a variety of *T. minuta*, however, it is now clear that his conviction arose from observations of *T. reducta*, a species which, at least in terms of P5 morphology, holds an intermediate position between *T. parva* and the type species.

T. parva has the same swimming leg armature

fomula as in *T. minuta* but can be readily distinguished by (1) the narrower and longer rostrum; (2) the form of caudal seta V which is not swollen in the proximal part; (3) the length and shape of the outer apical seta of the antennary exopod; (4) the longer outer exopodal spines of P2-P4 exp-1 and -2; (5) the short endopodal lobe of ♀ P5 not extending beyond distal margin of exopod; (6) the ventral ornamentation on the urosomites.. *T. parva* has not been recorded since its original description.

Tachidiella patagonica n. sp.

Tachidiella minuta Sars, 1909 *sensu* Pallares (1979)

TYPE LOCALITY. — Isla de los Estados, Tierra del Fuego (Argentina), primarily in washings of *Macrocystis pyrifera* holdfasts. Pallares (1979) collected material in both Bahía Cook and Bahía Vancouver.

MATERIAL EXAMINED. — None. Pallares' (1979) original material consisting of an unspecified number of specimens is almost certainly lost (F. Cremonte, pers. comm.). Hence, *P. patagonica* is necessarily based only on the description and illustrations given by Pallares (1979: pp. 2-3, L à m. I, figs 1-13). Holotype designation is impossible due to the lack of evidence indicating that either of the illustrated descriptions (female or male) were based on a single specimen. All specimens which formed the basis of Pallares description are therefore regarded here as syntypes [ICZN Art 73(b)(i)]. Since the syntypes originated from two localities, the type locality is all of the places of origin pending lectotype or neotype designation [ICZN Arts 73(b)(iii), 74(a)(iii) and 75(f)].

ETYMOLOGY. — The species name refers to Patagonia in South America, which includes the type locality.

REMARKS

Pallares (1979) gave a brief redescription of *T. minuta* from *Macrocystis* washings and plankton samples taken in the vicinity of these algae in both Cook and Vancouver Bays off the Isla de los Estados, Tierra del Fuego. Although we suspect that some of the setae and spines might not have been drawn at their real length (e.g. P5 baseoendopod ♀; P2 enp-1 ♂), we consider the Argentinean specimens sufficiently different from the NW European population in order to attribute them distinct species status. Discrepancies are found in (1) the antennary exopod which has two well-developed apical setae on exp-2 (outer apical seta vestigial in *T. minuta*); Pallares (1979) shows a supernumerary short seta on the apex but mentions only a total of four (including the two lateral ones) in the text; (2) the distal half of the P5 exopod in both sexes is more elongate than in *T. minuta* (as evidenced by the relatively more proximal position of the outer seta); (3) the endopodal lobe of ♀ P5 is rectangular (instead of trapezoid) and does not extend beyond the distal margin of the exopod as in *T. minuta*; (4) P2 enp-3 of ♂ is narrower and more attenuate than in *T. minuta*; (5) caudal seta IV is swollen in its proximal region as in seta V; (6) body length: 533-543 µm (♀), 350-433 µm (♂). Pallares (1979) shows only two outer spines on P4 exp-3 (her Lám. I-12) but from the setal formula given in the text the real number seems to be three as in other members of the genus.

T. patagonica n. sp. is geographically closest to *T. kimi* from the South Shetlands but differs from this species in the P3 endopod setal formula, form and shape of P5 in both sexes and detailed structure of the ♂ P2 endopod.

KEY TO THE SPECIES

1. P3 enp-3 with two inner setae 2
— P3 enp-3 with three inner setae 3
2. Proximal region of caudal seta V swollen; distal inner seta of P2-P4 enp-3 and P4 exp-3 reduced .... *reducta* n. sp.
— Proximal region of caudal seta V not swollen; distal inner seta of P2-P4 enp-3 and P4 exp-3 well-developed .... *kimi* n. sp.

3. P5 ♀ endopodal lobe extending beyond distal margin of exopod; outer distal sera of antennary exopod srrongly reduced .... *minuta* Sars, 1909
— P5 ♀ endopodal lobe not extending beyond distal margin of exopod; antennary exopod with two well developed apical setae 4
4. P5 ♀ endopodal lobe trapezoid; outer seta of P5 ♀ exopod arising from distal half of outer margin; proximal region of caudal setae V and IV not swollen .... *parva* Lang, 1965
— P5 ♀ endopodal lobe subrectangular; outer seta of P5 ♀ exopod arising from proximal half of outer margin; proximal region of caudal setae V and IV swollen .... *patagonica* n. sp.

ADDITIONAL REMARKS

Species differentiation within the genus *Tachidiella* is usually tedious due to the small size of most species (0.4-0.5 mm). Identification is primarily based on differences in the antennary exopod, P3 endopodal seration and the shape of the fifth legs and caudal ramus setae. The mouth-parrs and remaining swimming legs are remarkably conservative and the usefulness of the swimming leg sexual dimorphism in the male is limited as a species discriminant. The latter is restricted to the P2 endopod, however, the homology of the modified distal segment in the male is not well understood. In the female this segment bears one inner and three apical elements, none of which is retained in the male. In some species such as *T. kimi* there is a trace of a minute spinous process along the inner margin (Fig. 7C) which might represent the positional homologue of a seta in the female. Lang (1948) illustrated a long sera in this position which is reminiscent of the condition found in *Zosime* Boeck, 1873. It might well be possible that Lang had accidentally figured a male *Zosime* since representatives of this genus are equally minute and often co-occur with *Tachidiella* species. Fiers' (1991) recent study on the copepodid development of *Z. pacifica* Fiers, 1991 revealed that the modification of the male P2 endopod is not expressed until the final moult.

Additional differences between species can also be found in the detailed structure of the genital field, i.e. in the size and location of the copulatory pore, and the presence or absence of paired integumental pockets anterior to the copulatory pore. Similar cuticle-lined invaginations have also been reported for the genital field of most Paranannopidae (Gee & Huys 1990, 1991, 1994; Huys & Gee 1992, 1993, 1996) but in this family they are usually sited posrerior to the copularory pore. The function of these pockets is unknown. Finally, the shape of aesthetascs on the male antennule was found to differ between *T. minuta* (trilobate: Fig. 4B) and *T. kimi* n. sp. (bilobate: Fig. 10A), however, this would require confirmation by additional observation of a larger number of specimens.

Acknowledgements
The authors would like to thank Dr J. M. Gee for providing us with *Tachidiella* material from rhe Celtic Sea, and Drs P. Bodin and H.-U. Dahms for critical review of the manuscripr. The senior author is very grateful to Dr Yeadong Kim, officer in charge, Dr Sung-Ho Kang, senior scientist, and the other members of the ninth winter leg of the KARP in 1996 for their help and encouragemenr during the sampling period on King George Island. One of us (W. L.) acknowledges financial support from rhe Korea Research Foundation provided for rhe programme year 1997.

REFERENCES

Arlt G. 1983. — Taxonomy and ecology of some harpacticoids (Crustacea, Copepoda) in the Baltic Sea and Kattegat. *Zoologische Jahrbücher für Systematik* 110: 45-85.

Bodin P. 1970. — Copépodes Harpacticoïdes marins des environs de La Rochelle. I: Espèces de la vase intertidale de Châtelaillon. *Téthys* 2: 385-436.

Bodin P. 1984. — Densité de la meiofaune et peuplements de Copépodes Harpacticoïdes en baie de Douarnenez (Finistère). *Annales de l'Institut océanographique, Monaco* 60 (1): 5-17.

Bodin P. 1997. — Catalogue of the new marine harpacricoid copepods. *Studiedocumenten van het K.B.I.N.* 89: 1-304.

Fiers F. 1991. — Three new harpacticoid copepods from the Santa Maria Basin off the Californian Pacific coast (Copepoda, Harpacticoida). *Beaufortia* 42 (2): 13-47.

Gee J. M. & Huys R. 1990. — The rediscovery of *Danielssenia intermedia* Wells, 1965 (Copepoda, Harpacricoida): a missing link between rhe "danielsseniid" genera and *Paranannopus* Lang, 1936 (Paranannopidae). *Journal of Natural History* 24: 1549-1571.

Gee J. M. & Huys R. 1991. — A review of Paranannopidae (Copepoda: Harpacticoida) with claviform aesthetascs on oral appendages. *Journal of Natural History* 25: 1135-1169.

Gee J. M. & Huys R. 1994. — Paranannopidae (Copepoda: Harpacticoida) from sublittoral soft sediments in Spitsbergen. *Journal of Natural History* 28: 1007-1046.

Hong S. M., Park B. K., Yoon H. I., Kim Y. & Oh J. K. 1991. — Deposital environment in and paleoglacial setting around Marian Cove, King George Island, Antarctica. *Korean Journal of Polar Research* 2:73-85.

Huys R. & Gee J. M. 1992. — Revision of *Danielssenia perezi* Monard, *D. paraperezi* Soyer, *D. eastwardae* Coull (Harpacticoida; Paranannopidae) and their transfer to a new genus. *Zoological Journal of the Linnean Society, London* 104: 31-56.

Huys R. & Gee J. M. 1993. — A revision of *Danielssenia* Boeck and *Psammis* Sars with the establishment of two new genera *Archisenia* and *Bathypsammis* (Harpacticoida: Paranannopidae). *Bulletin of the British Museum of Natural History, Zoology* 59: 45-81.

Huys R. & Gee J. M. 1996. — *Sentiropsis, Peltisenia* and *Afrosenia* : Three new genera of Paranannopidae (Copepoda, Harpacticoida). *Cahiers de Biologie marine* 37: 49-75.

Huys R., Gee J. M., Moore C. G. & Hamond R. 1996. — Marine and Brackish Water Harpacticoid Copepods. Part 1. *Synopses of the British Fauna*, new series 51: i-viii, 1-352.

Klie W. 1949. — Harpacticoida (Cop.) aus dem Bereich von Helgoland und der Kieler Bucht. 1. *Kieler Meeresforschungen* 6: 90-128.

Lang K. 1944. — *Monographie der Harpacticiden (Vorläufige Mitteilung)*. Almqvisr & Wiksells Bokrryckeri Ab., Uppsala, 39 p.

Lang K. 1948. — *Monographie der Harpacticiden*. Håkan Ohlsson, Lund, 1682 p.

Lang K. 1965. — Copepoda Harpacticoida from the Californian Pacific coasr. *Kungliga Svenska Vetenskaps-akademiens Handlingar* (4) 10 (2): 1-560.

Monard A. 1927. — Synopsis universalis generum Harpacticoidarum. *Zoologische Jahrbücher für Systematik*, 54 (1-2): 139-176.

Monard A. 1935. — Étude sur la faune des Harpacticoïdes marins de Roscoff. *Travaux de la Station biologique de Roscoff* 13: 5-88.

Moore C. G. 1979. — Analysis of rhe associations of meiobenthic Copepoda of rhe Irish Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 59: 831-849.

Moore C. G. 1987. — Meiofauna of the industrialised estuary and Firth of Forth, Scotland. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 93B: 415-430.

Pallares R. E. 1979. — Copépodos Harpacticoides marinos de Tierra del Fuego (Argentina). Isla de los Estados III. *Contribución Científica, CIBIMA (Centro de Investigación de Biología Marina)* 142: 1-28.

Sars G. O. 1909. — Copepoda Harpacricoida. Parts XXVII & XXVIII: Clerodidae (concluded), Anchorabolidae, Cylindropsyllidae, Tachidiidae (part). *An Account of the Crustacea of Norway, With Short Descriptions and Figures of All the Species* 5: 305-336.

Soyer J. 1967. — Sur la présence en Méditerranée de *Tachidiella minuta* Sars, 1909 (Copepoda, Harpacticoida). *Vie et Milieu* (A) 17: 1065-1066.

Wells J. B. J. 1965. — Copepoda (Crustacea) from the meiobenthos of some Scottish marine sublittoral muds. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* (B) 69 (1): 1-33.

Submitted on 18 December 1998;
accepted on 17 May 1999.

A new species of *Pseudotanais* (Crustacea, Tanaidacea) from cold seeps in the deep Caribbean, collected by the French submersible *Nautile*

Graham J. BIRD
Elthorne Villas, 8 Edgar Road, West Drayton, Middlesex, UB7 8HW (U.K.)

Bird G. J. 1999. — A new species of *Pseudotanais* (Crustacea, Tanaidacea) from cold seeps in the deep Caribbean, collected by the French submersible *Nautile*. *Zoosystema* 21 (3): 445-451.

ABSTRACT
During the French expedition BARESNAUT to the deep Caribbean Sea (Barbados Accretionary Prism), tanaidaceans were collected by scientists in the submersible *Nautile* at a depth of nearly 5 000 metres. These small benthic peracarids belonged to a new species of *Pseudotonais* G. O. Sars, which is described. *Pseudotanais baresnauti*, n. sp. resembles *Pseudotonais lilljeborgi* and *P. macrocheles* G.O. Sars, from northern Atlantic waters, but is distinguished primarily by the shape and setation of the antennae, uropods and pereopods. It is suggested that other small crustacean groups are relatively overlooked in deep-sea studies of hydrothermal vents and similarly active cold seep areas, where large chemosynthetic vestimentiferan worms or vesicomyid bivalves are often the most highly visible organisms present. The ecology of deep-sea tanaidaceans is largely unknown but it is likely that most species are detritivores.

KEY WORDS
Caribbean,
deep-sea,
cold seeps,
Tanaidacea,
Pseudotanaidae,
submersible.

RÉSUMÉ

Une nouvelle espèce de Pseudotanais *(Crustacea, Tanaidacea) de zones de suintements froids des eaux profondes de la mer Caraïbe, récoltée par le submersible français* Naurile.

Au cours de l'expédition française BARESNAUT dans les eaux profondes de la mer Caraïbe (Prisme d'Accrétion des Barbades), des tanaïdacés ont été récoltés à une profondeur de presque 5 000 m par les scientifiques du submersible *Nautile*. Ces petits péracarides benthiques appartiennent à une espèce nouvelle de *Pseudotanais* G. O. Sars, qui est décrite ici. *Pseudotanais baresnauti* n. sp. ressemble à *Pseudotonais lilljeborgi* et *P. macrocheles* G. O. Sars, des eaux de l'Atlantique Nord, mais s'en distingue essentiellement par la forme et la sétation des antennes, des uropodes et des péréiopodes. Il est suggéré que d'autres groupes de petits crustacés sont relativement négligés dans les études des sources hydrothermales et des zones de suintements froids actifs profonds, où les grands vestimentifères chimiosynthétiques ou les bivalves vesicomyides sont souvent les organismes présents les plus visibles. L'écologie des tanaïdacés profonds est inconnue mais il est probable que la plupart des espèces sont détritivores.

MOTS CLÉS
Mer des Caraïbes,
mer profonde,
suintements de fluides froids,
Tanaidacea,
Pseudotanaidae,
submersible.

INTRODUCTION

Deep-sea hydrothermal vents and related phenomena, such as cold seeps and mud volcanoes, have been a rich source of novel, and occasionally highly unusual, benthic organisms (Grassle 1986; Gage & Tyler 1991). Whilst many of these are large and conspicuous forms such as chemosynthetic vestimentiferan tubeworms and bivalve molluscs, smaller-sized macrofaunal groups, including peracarid crustaceans, may have been relatively overlooked. Among that particular group, the quite regular occurrence of lysianassid and phoxocephalid amphipods has been recognised in these communities (Sibuet & Olu 1998).

During the French deep-sea expedition BARESNAUT to the southern Caribbean Sea in 1987, benthic biological samples were obtained by scientists operating the submersible *Nautile* at a depth of nearly 5 000 metres. The Baresnaut project had the aim of characterising hydrogeological activity of sediments associated with the Barbados Accretionary Prism, where the subduction of the Atlantic Plate beneath the Caribbean Plate leads to methane-rich fluid expulsion through mud volcanoes and related features (Le Pichon *et al.* 1990). In this area, benthic communities dominated by vesicomyid bivalves were discovered associated with methane-rich cold seeps (Olu *et al.* 1997). Apart from the chemosynthetic fauna (which included sponges), extensive areas of filter-feeding polychaetes and high densities of meiofauna, two specimens of an undescribed species of tanaidacean belonging to the genus *Pseudotanais* G.O. Sars were recorded. This is the first time that a new tanaidacean has been reported from material collected by a submersible.

MATERIALS AND METHODS

Two tanaidacean specimens were loaned by Michel Segonzac of the Centre national de tri d'océanographie biologique (IFREMER, EP-CENTOB, Brest). These were from sediment samples collected from the submersible *Nautile* (observers: Xavier Le Pichon and Felix Avedik) on the 22nd and 24th of September 1987.

All drawings were made using a *camera lucida*. Terminology follows Bird & Holdich (1989) and the term "spine" is used as an abbreviation for "spiniform seta".

The two specimens have been deposited as types in the Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), Paris.

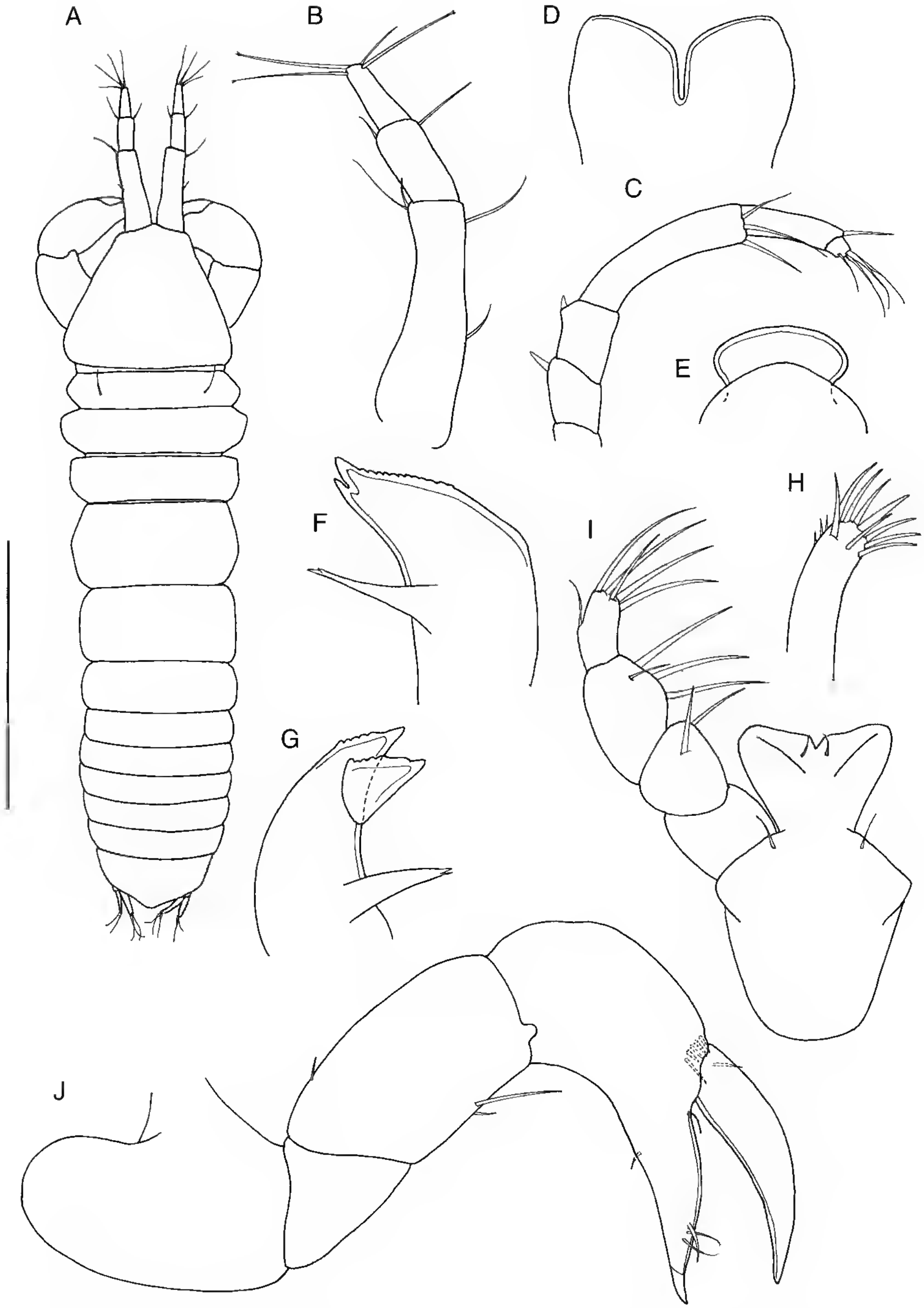


FIG. 1. — *Pseudotanais baresnauti* n. sp.; **A**, dorsal aspect of ♀ holotype. B-J, manca-II paratype; **B**, antennule; **C**, antenna; **D**, labrum; **F**, **G**, right and left mandibles, respectively; **H**, distal part of maxillule endite; **I**, maxillipeds; **J**, right cheliped. Scale bar: A, 0.5 mm.

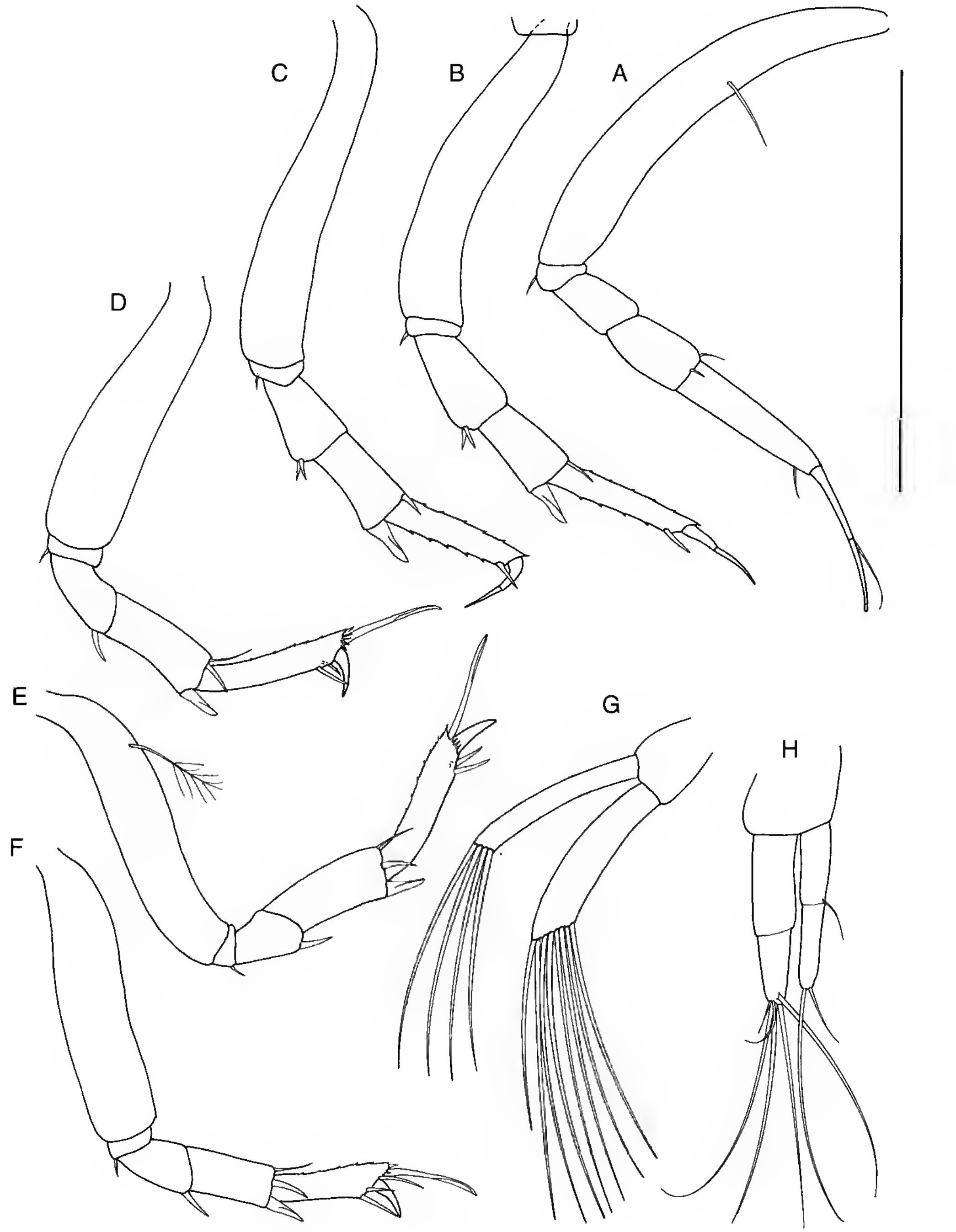


FIG. 2. — *Pseudotanais baresnauti* n. sp.; A-H, ♀ and manca-II; **A-F**, pereopods 1-6, respectively; **G**, pleopod; **H**, right uropod. Scale bar: 0.1 mm.

SYSTEMATIC

Family PSEUDOTANAIDAE Sieg, 1976
Subfamily PSEUDOTANAINAE Sieg, 1976
Genus *Pseudotanais* G. O Sars, 1882
Subgenus *Pseudotanais* G. O. Sars, 1882
Pseudotanais (Pseudotanais) baresnauti n. sp.
(Figs 1; 2)

TYPE LOCALITY. — Seaward of the Barbados Trench, 13°49'N, 57°37'W, 4 935 m.

MATERIAL. — Holotype, non-ovigerous ♀ (ref. No. MNHN-Ta882) and paratype, manca II (ref. No. MNHN-Ta883).

ETYMOLOGY. — Named in honour of the expedition during which this species was collected.

DIAGNOSIS. — Pereonites 1-3 almost equally long. Antennal articles 2 and 3 with strong superior spine. Molar process acuminate with minutely bifid tip. Maxilliped endites almost completely fused. Pereopods 2 and 3 with propodal inferodistal spine as long as dactylus. Chela not forcipate. Pereopods 2-6 with blade-like carpal spine about one third length of propodus. Pleopods present. Uropod rami both 2-articled, exopod almost as long as endopod.

DESCRIPTION OF HOLOTYPE

Non-ovigerous female: small and compact, 3.5 times longer than broad; length 1.3 mm. Cephalothorax almost as long as pereonites 1-3 combined. Pereonite 1 shortest, with two superior setae. Pereonites 1-6 about 5, 4, 3.5, 2, 2, and 3 times wider than long. Pleon almost as long as pereonites 4-6 combined. Pleotelson about as long as the two preceding pleonites.

Antennule (A1) as long as cephalothorax, article 1 about half of the total length; setation typical of genus. Antenna (A2) as long as A1, articles 2 and 3 each with a stout superior spine; article 4 4 times longer than broad; articles 5 and 6 typical of genus. Labrum and labium typical. Mandibles typical, molar process acuminate but minutely bifid. Maxillule endite typical, with nine unequal terminal spines. Maxilliped endites fused except for short distal section, each with a small median seta; palps typical, article 2 with two setae, article 3 with one small and three large setae; article 4 with one subterminal seta; one medium and four long terminal setae.

Cheliped typical, carpus just less than twice as long as broad with two unequal inferior setae. Chela non-forcipate, longer than carpus, dactylus just over half of the total length, hand with an anterior comb of five short spines; fixed finger with a very small inferior seta and an equally small seta near the articulation with the dactylus.

Pereopod 1 slender, basis 7 times longer than broad, slightly arched and longer that of pereopods 2-3; merus as long as carpus with one small seta; carpus 1.5 time longer than broad, with two small superior setae; propodus 1.8 time longer than carpus, with one inferodistal seta; dactylus and terminal spine about as long as propodus. Pereopod 2 basis 9 times longer than broad; ischium with a small stout seta; merus just longer than carpus, with two inferior spines; carpus broader distally, with a superior seta and an inferior blade-like spine that is a third of the length of the propodus; propodus 5 times longer than broad, with superior and inferior setules and a bayonet-like inferodistal spine that does not reach to the dactylus-terminal spine articulation (cf. *P. affinis* species group); dactylus and terminal spine together just over half length of propodus. Pereopod 3 similar to P2, but propodus somewhat shorter and stouter. Pereopod 4 basis 4 times longer than broad; ischium with a short seta; merus shorter than carpus, with a single inferior spine; carpus slightly expanded distally, 2.3 times longer than broad, with a superior seta, a posterior-superior spine and a blade-like inferior spine; propodus 1.3 time longer than carpus, with superior setules, two unequal infero-distal spines and a long supero-terminal spine; dactylus and terminal spine short and fused. Pereopod 5 similar to P4 but basis with a broom seta; merus and carpus also slightly shorter. Pereopod 6 similar to P4 and P5 but carpus and propodus shortest of the three; propodus with an additional terminal spine articulating next to the large supero-terminal spine.

Pleopod typical, rami both slender; endopod with four setae; exopod with eight setae; setae about 1.25 time length of rami.

Uropod biramous, both rami 2-articled, exopod just shorter than the endopod, articles about equally long; endopod article 1 0.6 time total length; setation typical.

DESCRIPTION OF PARATYPE

Manca-II: generally as above but pereonite 6 with rudimentary pereopods; pleopods absent; length 0.9 mm.

REMARKS

Rather nondescript, *Pseudotanais baresnauti* shares a general morphology and mandible/maxilliped configuration with *P. macrocheles* G. O. Sars, 1882 and *P. lilljeborgi* G. O. Sars, 1882, both from northern Atlantic waters around Iceland and the Faroe Islands (Sieg 1977). Females of the latter species lack pleopods and it differs from *P. baresnauti* by having shorter uropod exopods and thinner spiniform setae on the antennal articles 2 and 3. The new species differs from *P. macrocheles* by the form of the uropods, smaller pereopodal carpal blade-like spines, in addition to other details of cheliped, pereopod and pleopod structure and setation.

DISCUSSION

Apart from the Gulf of Mexico, relatively few records of tanaidaceans from the Caribbean region have been published, and most relate to shallow waters, i.e. < 200 metres (e.g. Bacescu & Gutu 1975; Bamber 1993; Gardiner 1973; Gutu 1984, 1991; Gutu & Gomez 1975). Abyssal and hadal records are even more scarce but some are relevant to the present study. A group of stations (No. 1201, 1202, 1207, 1209, just to the north-east of the BARESNAUT study area) from the 16th cruise of the Soviet RV *Akademik Kurchatov* in 1973 (Kudinova-Pasternak & Pasternak 1978) yielded five species at depths from 1 067-3 000 metres: *Leviapseudes sibogae* (Nierstrasz, 1913), *L. zenkevitchi* (Kudinova-Pasternak, 1966), *Neotanais vemae* Gardiner, 1975, *Tanaella forcifera* (Lang, 1968) and *Typhlotanais kussakini* Kudinova-Pasternak, 1970. A hadal species, *Neotanais persephone* Messing, 1977 has also been described from the Puerto Rico Trench at depths from 7622-8381 metres (Messing 1977).

A few pseudotanaid species have been recorded from the Caribbean, including one from the previously-mentioned Soviet cruise: *Pseudotanais kurchatovi* Kudinova-Pasternak & Pasternak, 1978. This species appears to have some similarities to *P. corallatus* (= *P. affinis*: Sieg, 1977, *non P. affinis* G.O. Sars; Bird & Holdich 1988). Other species include *Iungitanais primitivus* (Sieg, 1973) and *Pseudotanais mortenseni* (Sieg, 1973), both from shallow waters (< 28 metres) around the Virgin Islands (Sieg 1977). Further north-west, other species such as *Pseudotanais mexicolpos* have been found in the Gulf of Mexico (Sieg & Heard 1988).

Evidence from studies of relatively small areas of the deep North East Atlantic (Holdich & Bird 1985) and the Gulf of Mexico (Ogle *et al.* 1982; Seig & Heard 1983, 1989) would suggest that a greater tanaidacean species richness awaits discovery in the deep Caribbean Sea. Whether large (even gigantic) tanaidaceans are associated with highly productive hydrothermal vents and cold seeps also remains to be seen. The role of the very small *Pseudotanais baresnauti* in the highly productive seep communities is unclear, although it is likely to be a detritivore. Being lightly built and with well-developed pleopods would appear to make pseudotanaids rapid colonisers of recently deposited or disturbed sediment (Bird & Holdich 1989), a distinct advantage in some dynamic deep-sea environments.

Acknowledgements

I would like to thank Michel Segonzac and Kanile Olu (IFREMER/EP, Brest) for the loan of the material, information about the BARESNAUT project and useful comments on this paper.

REFERENCES

Bacescu M. & Gutu M. 1975. — A new genus (*Discapseudes* n. g.) and three new species of Apseudidae (Crustacea, Tanaidacea) from the north-eastern coast of South America. *Zoologische Mededelingen* 49: 95-113.

Bamber R. N. 1993. — A new species of *Kalliapseudes* (Crustacea: Tanaidacea: Kalliapseudidae) from Trinidad. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 106 (1): 122-130.

Bird G. J. & Holdich D. M. 1988. — Tanaidacea (Crustacea) of the north-east Atlantic: the subfamily Pseudotanainae (Pseudotanaidae) and the family Nototanaidae. *Zoological Journal of the Linnaean Society* 97: 233-298.

Bird G. J. & Holdich D. M. 1989. — Recolunisatiun of artificial sediments in the deep Bay of Biscay by tanaidaceans (Crustacea: Peracarida), with a description of a new species of Pseudotanais. *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.* 69: 307-317.

Gage J. D. & Tyler P. A. 1991. — *Deep-Sea Biology. A Natural History of Organisms at the Deep-Sea Floor.* Cambridge University Press, Cambridge, 504 p.

Gardiner L. F. 1973. — *Calozodion wadei*, a new genus and species of apseudid tanaidacean (Crustacea) from Jamaica, West Indies. *Journal of Natural History*, London 7: 499-507.

Grassle J. F. 1986. — The ecology of deep-sea hydrothermal vent communities. *Advances in Marine Biology* 23: 301-362.

Gutu M. 1984. — Contribution to the knowledge of the genus *Calozodion* (Crustacea, Tanaidacea). *Travaux du Muséum d'Histoire naturelle "Grigore Antipa"* 26: 35-43.

Gutu M. 1991. — The description of *Paradoxapseudes cubensis*, a new genus and a new species of Tanapseudidae (Crustacea, Tanaidacea). *Travaux du Muséum d'Histoire naturelle "Grigore Antipa"* 31: 349-354.

Gutu M. & Gomez O. 1975. — *Pagurapseudes guitarti* new species of Tanaidacea (Crustacea) from the Caribbean Sea. *Travaux du Muséum d'Histoire naturelle "Grigore Antipa"* 17: 85-91.

Holdich D. M. & Bird G. J. 1985. — A preliminary report on the dikonophoran tanaids (Crustacea) : 442-447, *in* Laubier L. & Monniot C. (eds.), *Peuplements profonds du golfe de Gascogne*. IFREMER, Brest.

Kudinova-Pasternak R. K. & Pasternak F. A., 1978. — Deep sea Tanaidacea collected in the Caribbean Sea and Puerto Rico Trench during the 16th cruise of RV *Akademik Kurchatov* and the resemblance between the fauna of deep sea Tanaidacea of the Caribbean region and the Pacific. *Trudy Instituta Okeanologii* 113: 178-197 (in Russian).

Le Pichon X., Foucher J. P., Boulegue J., Henry P., Lallement S., Benedetti M., Avedik F. & Mariotti A. 1990. — Mud volcano field seaward of the Barbados accretionary complex: a submersible survey. *Journal of Geophysical Research* 95: 8931-8943.

Messing C. G. 1977. — *Neotanais persephone*, a new species of hadal tanaidacean (Crustacea: Peracarida). *Bulletin of Marine Science* 27 (3): 511-519.

Ogle J. T., Heard R. W. & Sieg J. 1982. — Tanaidacea (Crustacea: Peracarida) of the Gulf of Mexico. I: Introduction and an annotated bibliography of Tanaïdacea previously reported from the Gulf of Mexico. *Gulf Research Reports* 7 (2): 101-104.

Olu K., Lance S., Sibuet M., Fiala-Medioni A. & Dinet A. 1997. — Spatial distribution of cold seep communities as indicators of fluid expulsion patterns through mud volcanoes on the Barbados accretionary prism. *Deep-Sea Research* I, 44: 811-841.

Sibuet M. & Olu K. 1998. — Biogeography, biodiversity and fluid dependence of deep-sea cold-seep communities at active and passive margins. *Deep-Sea Research* II, 45: 517-

Sieg J. 1976. — Zum naturlichen System der Dikonophora Lang (Crustacea, Tanadacea). *Zeitschrift fur zoologischer Systematik und Evolutionforschung* 14: 177-198.

Sieg J. 1977. — Taxonomische Monographie der Familie Pseudotanaidae (Crustacea, Tanaidacea). *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* 53: 3-109.

Sieg J. & Heard R. 1983. — Distribution pattern of Tanaidacea in the Caribbean Sea and Gulf of Mexico. *ASB Bulletin* 30 (2).

Sieg J. & Heard R. 1988. — Tanaidacea (Crustacea: Peracarida) of the Gulf of Mexico.V. The family Pseudotanaidae from less than 200 m. With the description of *Pseudotanais mexicolpos* sp. nov. and a key to the known genera and species of the world. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 101: 39-59.

Sieg J. & Heard R. 1989. — Tanaidacea (Crustacea: Peracarida) of the Gulf of Mexico.VI: On the genus *Mesotanais* Dollfus, 1897, with the descriptions of two new species, *M. longisetosus* and *M. vadicola*. *Gulf Research Report* 8 (2): 73-95.

Submitted on 3 August 1998;
accepted on 8 January 1999.

Une nouvelle espèce de *Lebbeus* d'Indonésie (Crustacea, Decapoda, Caridea, Hippolytidae)

Alain CROSNIER
Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie,
Muséum national d'Histoire naturelle,
55 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)
crosnier@mnhn.fr

MOTS CLÉS
Crustacea,
Decapoda,
Caridea,
Hippolytidae,
Lebbeus,
eau profonde,
sud-ouest Pacifique,
Indonésie,
espèce nouvelle.

Crosnier A. 1999. — Une nouvelle espèce de *Lebbeus* d'Indonésie (Crustacea, Decapoda, Caridea, Hippolytidae). *Zoosystema* 21 (3) : 453-460.

RÉSUMÉ
Une espèce nouvelle, *Lebbeus laevirostris*, est décrite d'après un seul spécimen récolté dans le détroit de Makassar par 779-798 m de profondeur. Elle se différencie de toutes les autres espèces de *Lebbeus* par son rostre entièrement lisse, s'étendant bien au-delà des yeux.

KEY WORDS
Crustacea,
Decapoda,
Caridea,
Hippolytidae,
Lebbeus,
deep water,
south-west Pacific,
new species.

ABSTRACT
A new species of the genus Lebbeus *(Crustacea, Decapoda, Caridea, Hippolytidae) from Indonesia.*
A new species, *Lebbeus laevirostris*, is described from one specimen collected in the Makassar Strait, at a depth of 779-798 m. It can be distinguished from all the other *Lebbeus* by its rostrum smooth on all its length and overreaching the eyes by almost half of its length.

INTRODUCTION

Le genre *Lebbeus* compte actuellement 36 espèces dont l'une, *L. vicinus* (Rathbun, 1902), comprend deux sous-espèces. Les deux dernières en date sont *L. africanus* Fransen, 1997 et *L. comanthi* Hayashi & Okuno, 1997.

Dans le cadre de l'étude de la faune bathyale du sud-ouest Pacifique (programme MUSORSTOM), qui est faite depuis maintenant plus de 20 ans par l'ORSTOM (devenu IRD – Institut de Recherche pour le Développement) et le Muséum national d'Histoire naturelle, se place la campagne CORINDON 2 qui s'est déroulée du 30 octobre au 11 novembre 1980 dans le détroit de Makassar, en Indonésie, entre 20 et 2 400 m de profondeur (voir à ce sujet M. K. Moosa 1984).

Au cours de cette campagne, une crevette nouvelle pour la science, appartenant à la famille des Hippolytidae et au genre *Lebbeus* White, 1847, a été récoltée par 779-798 m de profondeur. Sa description est donnée dans les pages qui suivent.

ABRÉVIATIONS UTILISÉES

- lc — longueur de la carapace mesurée entre le fond de l'orbite et le point médian du bord postérieur de la carapace ;
- lt — longueur totale de l'animal mesurée entre la pointe du rostre et l'extrémité du telson ;
- MNHN — Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, France.

SYSTÉMATIQUE

Lebbeus laevirostris n. sp.
(Figs 1-3)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — **Indonésie (détroit de Makassar).** Campagne CORINDON 2, stn 290, 02°37,6'S, 118°10,9'E, 798-779 m, 9.XI.1980, chalut à perche, 1 ♀ ovigère lc = 15,3 mm, lt = 67 mm (MNHN-Na 13462).

TYPE. — Le seul spécimen connu jusqu'à maintenant est l'holotype.

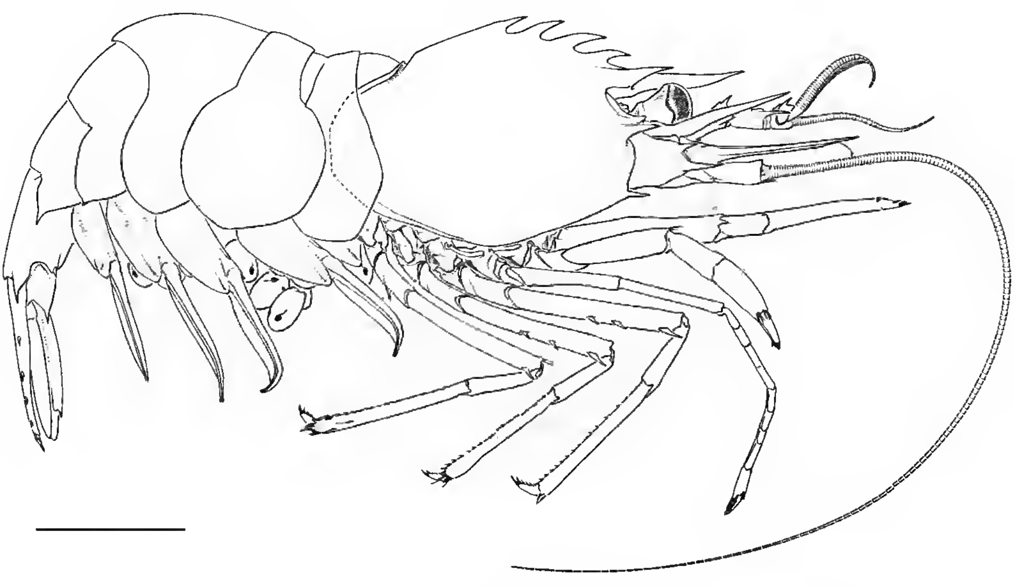


FIG. 1. — *Lebbeus laevirostris* n. sp., ♀ ovigère, holotype, lc 15,3 mm (MNHN Na 13462). Échelle : 1 cm.



FIG. 2. — *Lebbeus laevirostris* n. sp., ♀ ovigère, holotype, lc 17,9 mm (MNHN Na 13462) ; **A**, mandibule droite ; **B**, première maxille droite ; **C**, seconde maxille droite ; **D**, premier maxillipède droit, partie antérieure ; **E**, deuxième maxillipède droit. Échelle : 3 mm.

ÉTYMOLOGIE. — Du latin *laevis*, lisse, et *rostrum*, rostre, pour rappeller le rostre entièrement dépourvu de dents.

DISTRIBUTION. — Cette espèce n'a encore été capturée que dans le détroit de Makassar, en Indonésie, entre 779 et 798 m de profondeur.

DESCRIPTION

Espèce d'assez grande taille, au corps fort, bien calcifié.

Carapace lisse, glabre, sans carène. Rostre assez court (il atteint les deux tiers du deuxième segment du pédoncule antennulaire), en forme de pointe aplatie latéralement, sans expansion ventrale en forme de lame, entièrement lisse sur toute sa longueur (sans dent ni épine). En arrière du rostre, le bord dorsal de la carapace, nettement convexe et formant crête, porte sur ses six dixièmes antérieurs quatre fortes dents, fixes, légèrement recourbées vers l'avant ; la première et la quatrième sont subégales et les plus petites, la deuxième, comptée à partir de la postérieure, est un peu plus forte et la troisième encore un peu plus forte. De chaque côté de la base du rostre se trouve une très forte épine supra-orbitaire, longue (elle s'étend jusqu'à la moitié de la cornée), très aiguë et légèrement divergente par rapport à l'axe du rostre. L'angle orbitaire inférieur est bien marqué et dessine une dent triangulaire à sommet émoussé. Une épine antennaire, d'une taille nettement inférieure à celle de l'épine supra-orbitaire mais de même forme, s'observe un peu au-dessous de l'angle orbitaire. Enfin, une épine ptérygostomienne, toujours de même forme que les dents précédentes mais nettement plus petite que l'antennaire, s'observe également. Il n'y a ni épine hépatique, ni épine branchiostège, ni épine sous-oculaire.

Abdomen lisse et glabre. Segments sans carène dorsale ni épine postéromésiale. Bord postérieur du troisième segment abdominal s'avançant en une large saillie triangulaire à sommet arrondi au-dessus du quatrième segment. Pleurons des trois premiers segments arrondis ; ceux des quatrième et cinquième avec une dent postéroventrale aiguë, nettement plus développée sur le cinquième segment que sur le quatrième. Sixième segment avec des faces latérales se terminant postérieurement par un lobe se prolongeant par une longue épine et un bord inférieur portant une épine distale. Sixième segment (mesuré entre le condyle d'articulation et l'extrémité de l'épine du lobe latéral) 1,9 fois plus long que le cinquième (mesuré entre les condyles). Telson 1,35 fois plus long que le sixième segment (mesuré comme précédemment), 3,3 fois plus long que large, armé de quatre paires d'épines dorsolatérales mobiles, implantées sur ses six dixièmes distaux. Bord postérieur du telson portant deux paires d'épines mobiles, les mésiales les plus fortes, et se terminant par un arrondi entre les épines mésiales. Uropodes à peine plus courts que le telson ; épine distale mobile du bord externe de la rame externe flanquée, extérieurement, par une épine fixe, plus petite.

Yeux avec une cornée très pigmentée, sans trace d'ocelle. Pédoncule conique, moins large que la cornée.

Antennules avec un stylocérite en forme de très longue pointe (s'étendant presque jusqu'à l'extrémité du pédoncule antennulaire), très légèrement sinueuse et comprimée dans un plan orienté à 45° environ par rapport au plan sagittal du corps. Premier segment du pédoncule antennulaire 1,6 fois plus long que le deuxième et armé, du côté externe, d'une dent distale dorsolatérale très aiguë. Deuxième segment deux fois plus long que le troisième avec une forte dent latérale externe, distale, longue et aiguë. Troisième segment avec une petite dent dorsale en forme d'épine. Flagelle supérieur assez court (de même longueur que le rostre) ; ses quatre cinquièmes proximaux sont formés d'articles aplatis dorsoventralement, larges et garnis de soies ventralement ; sur le dernier cinquième de sa longueur, le flagelle devient grêle et formé d'articles cylindriques. Le flagelle inférieur, un peu plus long que le supérieur, est grêle et formé d'articles cylindriques sur toute sa longueur.

Les antennes présentent un basicérite dont la face externe est armée d'une forte dent supérieure, aplatie, triangulaire, et d'une longue dent inférieure, en forme d'épine droite, acérée, fortement divergente par rapport au plan sagittal de l'animal. Le carpocérite atteint les 45/100 du scaphocérite. Ce dernier est 2,5 fois plus long que large ; son maximum de largeur se situe aux trois dixièmes de sa longueur ; son bord externe est

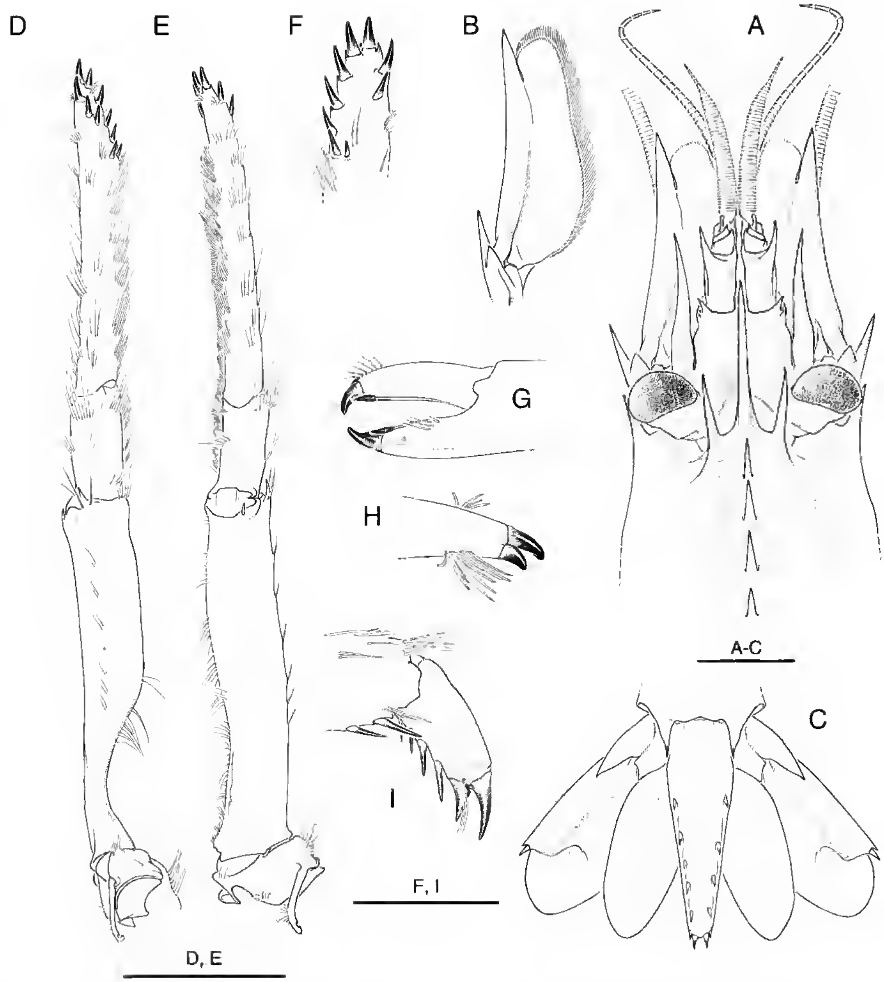


FIG. 3. — *Lebbeus laevirostris* n. sp., ♀ ovigère, holotype, lc 15,3 mm (MNHN Na 13462) ; **A**, partie antérieure du corps, vue dorsale ; **B**, scaphocérite gauche, vue dorsale ; **C**, telson et uropodes, vue dorsale ; **D**, troisième maxillipède gauche, vue dorsolatérale externe ; **E**, *idem*, vue ventrolatérale externe ; **F**, *idem*, extrémité, vue dorsale ; **G**, partie distale de la pince du premier péréiopode droit, vue interne ; **H**, doigt mobile de la pince du premier péréiopode droit, vue de dessus ; **I**, dactyle du troisième péréiopode droit, vue externe. Échelles : A-E : 5 mm ; F-I : 3 mm.

légèrement concave ; l'épine distale de ce bord dépasse nettement la lame. Le flagelle antennaire est fili-forme ; sa longueur est quatre fois, environ, celle de la carapace.

Les pièces buccales sont représentées sur les Figures 2A-D et 3D-F. Sur les mandibules, on notera le processus incisor développé, à extrémité denticulée, et le palpe à deux articles aussi long que le processus incisor. Les premiers maxillipèdes montrent un endopode à deux segments mais dont le segment basal est fusionné avec le basis ; l'exopode présente un long flagelle partiellement articulé qui se dégage brusquement (et non progressivement) de la partie basale élargie. Les deuxièmes maxillipèdes sont munis d'un épipode portant une podobranchie. Les troisièmes maxillipèdes ont un endopode robuste, dépassant l'épine distale du bord externe du scaphocérite par le quart de son dernier segment ; le basis est fusionné avec l'ischiomérus qui présente une dent fixe antéro-externe, en forme d'épine, sur sa face dorsale et une soie courte et épaisse, articulée,

TABLEAU 1. — Distribution des branchies, épipodites et exopodites chez *Lebbeus laevirostris*.

Somite	VII (Mxp1)	VIII (Mxp2)	IX (Mxp3)	X (P1)	XI (P2)	XII (P3)	XIII (P4)	XIV (P5)
Pleurobranchies	-	-	-	1	1	1	1	1
Arthrobranchies	-	-	-	-	-	-	-	-
Podobranchies	-	1	-	-	-	-	-	-
Épipodites	1	1	1	1	1	-	-	-
Exopodites	1	1	-	-	-	-	-	-

à l'angle antéro-externe de sa face ventrale ; la face dorsale de l'ischiomérus est fortement comprimée et creusée en cuvette sur un peu moins de sa moitié proximale, tandis que sa partie distale est seulement légèrement aplatie ; l'avant-dernier segment est à peine supérieur au quart de l'ischiomérus ; le dernier segment est légèrement plus court que l'ischiomérus et 3,3 fois plus long que l'avant-dernier segment ; l'extrémité du dernier segment est aplatie dorso-ventralement et armée de neuf grosses épines brunes, articulées, sur le troisième maxillipède droit (Fig. 3F) et de dix sur le gauche. Il n'y a pas d'exopodite.

La distribution des branchies, épipodites et exopodites est indiquée dans le Tableau 1. Les épipodites des troisièmes maxillipèdes et des trois premières paires de péréiopodes se terminent en crochet.

Les sternites thoraciques sont inermes, à l'exception de celui des troisièmes péréiopodes qui est armé d'une paire de longues épines.

Les premiers péréiopodes sont robustes, égaux, et dépassent le carpocérite de la longueur de leurs doigts. Tous leurs articles sont dépourvus de dents ou d'épines. Le mérus est deux fois plus long que le carpe et à peine plus long que la pince. La longueur des doigts est égale à 0,36 fois celle de la pince. Le doigt fixe se termine par un seul ongle. Le doigt mobile se termine par deux ongles disposés côte à côte, l'interne étant nettement plus fort que l'externe (Fig. 3H). L'ongle du doigt fixe se loge entre les deux ongles du doigt mobile lorsque la pince se referme. Une touffe de soies fines, subdistales, s'observe sur les faces externe et interne des doigts. En outre une soie chitinisée, aplatie, brune comme les ongles, s'observe de chaque côté de la base du plus gros ongle supérieur et de l'ongle inférieur.

Les deuxièmes péréiopodes sont relativement grêles, égaux, et également dépourvus de dents et d'épines. Ils dépassent l'épine distale externe du scaphocérite par toute la longueur de leur pince. L'ischion est 1,2 fois plus long que le mérus. Le carpe est 1,7 fois plus long que le mérus et divisé en sept articles dont le troisième est nettement le plus long. Les dispositions des ongles et des soies fines sont les mêmes que celles décrites pour les premiers péréiopodes.

Les trois dernières paires de péréiopodes sont fortes et subégales. Les troisièmes dépassent le scaphocérite du quart de leur propode, les quatrièmes atteignent l'extrémité du scaphocérite et les cinquièmes dépasse le stylocérite de tout leur dactyle. Le mérus de tous ces péréiopodes est armé d'une forte épine articulée, subdistale, près du bord inférieur de leur face externe ; les troisièmes et quatrièmes portent en outre, toujours près du bord inférieur de la face externe du mérus, deux épines assez espacées l'une de l'autre, plus petites que la subdistale, et situées, la première un peu en deçà du milieu du mérus et la deuxième un peu en deçà des deux tiers (Fig. 1). Le bord postérieur du propode porte une série de spinules dont la taille et la chitinisation augmentent de la base à l'extrémité du segment. Sur les cinquièmes péréiopodes, on observe une brosse distale de soies fines sur la partie inférieure de la face externe du propode. Le dactyle est biungulé, l'ongle antérieur étant nettement plus fort et surtout plus long que le postérieur ; le bord postérieur du dactyle est garni d'une série de quatre spinules chitinisées, de taille croissante.

Les œufs sont assez nombreux et de taille moyenne (2,6 × 2,1 mm).

Coloration : inconnue.

REMARQUES

Les clés d'identification des genres de la famille Hippolytidae publiées par Holthuis (1993) et par Chace (1997) conduisent toutes deux au genre *Lebbeus* en ce qui concerne le spécimen étudié ici.

Par ailleurs, notre spécimen possède les caractères du genre *Lebbeus*, tels qu'ils ont été rappelés par Chace (1997 : 70). Son appartenance à ce genre, tel qu'il est conçu actuellement, ne nous paraît pas faire de doute.

Notre spécimen se différencie des 36 espèces de *Lebbeus*, décrites jusqu'à présent, par son rostre. Presque tous les *Lebbeus* décrits ont un rostre denticulé ; seuls *Lebbeus lagunae* (Schmitt, 1921) et *L. catalepsis* Jensen, 1987, possèdent un rostre non denté, mais il est alors réduit à l'état de dent spiniforme mesurant moins du dixième de la longueur de la carapace.

Le rostre de *L. laevirostris* rappelle fortement celui des espèces du genre *Paralebbeus* Bruce & Chace, 1986 et l'on pourrait se demander si notre spécimen ne doit pas être classé dans ce genre. La présence de fortes dents postrostrales, l'épine ptérygostomienne de grande taille, la présence d'épines sur les mérus des P3-5, le bord postérieur du telson armé de deux paires d'épines seulement ne permettenr pas de retenir cette hypothèse.

Une espèce du genre *Lebbeus*, *L. grandimanus* (Brashnikov, 1907), a été mentionnée comme étant commensale d'actinies (Butler 1980 ; Hayashi & Okuno, 1997), une autre, *L. comanthi* (Hayashi & Okuno, 1997), vit associée à un crinoïde. Les espèces de *Paralebbeus* sont commensales d'éponges hexactinellides. Nous ignorons si le spécimen étudié ici était commensal ; il a été trouvé, isolé, dans le chalut. La présence de fortes épines postrostrales semble, en tout cas, peu compatible avec une vie dans une éponge hexactinellide.

A. J. Bruce (*in* litt.) remarque la forte convergence du spécimen décrit ici avec les crevettes pontoniines du genre *Dasycaris* et en particulier avec *D. symbiotes* Kemp, 1922 et *D. ceratops* Holthuis, 1952. Il note que des *Dasycaris* sont connus comme étant commensaux de pennatulacés. Des pennatulacés ayant été récoltées lors du trait de chalut ayant permis la capture de *L. laevirostris*, il est fort possible que cette espèce leur ait été associée.

Jusqu'à présent une seule espèce de *Lebbeus* d'eau profonde avait été signalée en Indonésie : *L. indicus* Holthuis, 1947, récoltée par 1 018 m de profondeur en mer de Bali (7°28,2'S, 115°24,6'E) (Holthuis 1947).

Remerciements

Nous tenons à exprimer notre gratitude à P. Le Lœuff et J. Forest, responsables du volet zoologie de la campagne CORINDON 2 et à J.-F. Dejouannet, auteur des dessins qui illustrent cette note.

A. J. Bruce et C. Fransen ont revu notre texte et suggéré plusieurs améliorations. Nous leur en sommes très reconnaissant.

RÉFÉRENCES

Brashnikov V. 1907. — Materiali po faune Russkikh vostochnykh morey, sobrannye shkhunoyoo "Storosh" v 1899-1902. *Zapiski Imperatorskoi Akademii Nauk po Fiziko-Matematicheskomu Otdeleniyu. S. Petersburg* (8) 20 (6): 2 + 185 p., 26 figs, 2 pls (en russe).

Bruce A. J. & Chace F. A. Jr 1986. — *Paralebbeus zotheculatus* n. gen., n. sp., a new hippolytid shrimp from the australian northwest shelf. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 99 (2): 237-247, figs 1-6.

Butler T. H. 1980. — Shrimps of the Pacific coast of Canada. *Canadian Bulletins of Fisheries and Aquatic Sciences* 202: xii + 280 p., frontispice (en couleur), figs 1-17, pls 1-8 (en couleur) + 81 paires de dessins d'espèces n.n. et 18 clés illustrées.

Chace F. A. Jr. 1997. — The Caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the *Albatross* Philippine Expedition, 1907-1910, Part 7: Families Atyidae, Eugonatonotidae, Rhynchocinetidae, Bathypalaemonellidae, Processidae, and Hippolytidae. *Smithsonian Contributions to Zoology* 587: v + 1-106, figs 1-29.

Fransen C. H. J. M. 1997. — *Lebbeus africanus* spec. nov., a new shrimp (Crustacea, Decapoda, Caridea, Hippolytidae) from Mauritanian waters, with redescriptions of four other species in the genus. *Zoologische Mededelingen Leiden* 71: 231-260, figs 1-62.

Hayashi K.-I. & Okuno J. 1997. — Two associated hippolytids, *Lebbeus comanthi* sp. nov. and *Lebbeus balssi* Hayashi (Decapoda, Caridea, Hippolytidae) from Japan. *Journal of the National Fisheries University* 46 (1): 47-56, figs 1-4.

Holthuis L. B. 1947. — The Hippolytidae and Rhynchocinetidae collected by the *Siboga* and *Snellius* Expeditions with remarks on other species. *In* The Decapoda of the *Siboga* Expedition, part IX. *Siboga Expeditie* 39a[8] Brill, Leiden, 100 p., 15 figs.

Holthuis L. B. 1952. — The Palaemonidae collected by the *Siboga* and *Snellius* Expeditions with remarks on other species. II: Subfamily Pontoniinae. *In*: The Decapoda of the Siboga Expedition, part XI. *Siboga Expeditie* 39a[10], 254 p., 110 figs.

Holthuis L. B. 1993. — *The recent genera of the Caridean and Stenopodidean shrimps (Crustacea, Decapoda) with an appendix on the order Amphionidacea, in* Fransen C. H. J. M. & Achterberg C. van (eds). Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden, 328 p., figs 1-312.

Jensen G. C. 1987. — A new species of the genus *Lebbeus* (Caridea: Hippolytidae) from the Northeastern Pacific. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 86 (2): 89-94, figs 1-3.

Kemp S. 1922. — Notes on Crustacea Decapoda in the Indian Museum. XV: Pontoniinae. *Record of the Indian Museum* 24: 113-288, figs 1-105, pls 3-9.

Moosa M. K. 1984. — Report on the CORINDON cruises. *Marine Research in Indonesia* (24): 1-6, figs 1-2.

Schmitt W. L. 1921. — The marine Decapod Crustacea of California with special reference to the Decapod Crustacea collected by the United States Bureau of Fisheries Steamer "Albatross" in connection with the biological survey of San Francisco Bay during the years 1912-1913. *University of California Publications in Zoology* 23: 1-359, figs 1-165, pls 1-50.

White A. 1847. — *List of the Specimens of Crustacea in the Collection of the British Museum.* British Museum, London, viii + 141 p.

Soumis le 28 janvier 1999 ;
accepté le 11 mars 1999.

Sur le statut de *Calcinus gaimardii* (H. Milne Edwards, 1848) (Decapoda, Anomura, Diogenidae) et description de deux espèces nouvelles apparentées

Dwi Listyo RAHAYU
Balitbang Sumberdaya Laut, Indonesian Institut of Sciences, P.O. Box 44 Poka, Ambon (Indonesia)

Jacques FOREST
Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), Muséum national d'Histoire naturelle, 61 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Rahayu D. L. & Forest J. 1999. — Sur le statut de *Calcinus gaimardii* (H. Milne Edwards, 1848) (Decapoda, Anomura, Diogenidae) et description de deux espèces nouvelles apparentées. *Zoosystema* 21 (3) : 461-472.

RÉSUMÉ
Deux espèces indo-ouest pacifiques, différant principalement par la coloration, ont été souvent confondues sous le nom de *Calcinus gaimardii*. L'une, celle ainsi réellement nommée par H. Milne Edwards (écusson brun rougeâtre sur son cinquième antérieur au moins), est redéfinie et comparée à l'autre, décrite ici sous le nom de *C. morgani* n. sp. (écusson crème ou gris clair, avec des taches brunes antérieurement et latéralement). De nombreux spécimens d'Indonésie appartenant aux deux espèces et provenant souvent d'une même localité ont été identifiés. Les distributions générales de *C. gaimardii* et de *C. morgani* n. sp. sont discutées : ils cohabitent en de nombreuses régions, mais l'extension de *C. morgani* semble beaucoup plus large. Une seconde espèce nouvelle, *C. areolatus*, est décrite d'Amboine et de Sulawesi ; elle diffère principalement de *C. morgani* par la présence de taches brunes sur tous les articles des deuxièmes et troisièmes péréiopodes et non sur les dactyles et propodes seulement.

MOTS CLÉS
Decapoda,
Coenobitoidea,
Diogenidae,
Calcinus,
Indo-Ouest Pacifique,
Indonésie.

ABSTRACT
On the status of Calcinus gaimardii *(H. Milne Edwards, 1848) (Decapoda, Anomura, Diogenidae) and description of two related new species.*
Two Indo-West Pacific species, mostly differing in colour, were confused under the name *Calcinus gaimardii*. The original species named by H. Milne Edwards (shield reddish brown at least on the anterior fifth), is redefined and compared to the other, *C. morgani* n. sp. (shield light cream or grey with darker patches anteriorly and laterally). A number of Indonesian specimens belonging to both species, often from the same locality, are reported. The general distributions of *C. gaimardii* and *C. morgani* n. sp. are discussed. They are sympatric over a large area, but it appears that *C. morgani* is more widespread. A second new species, *C. areolatus* n. sp., is described from Ambon and Sulawesi ; it differs from *C. morgani* mainly by the occurrence of brown spots throughout the length of second and third pereopods, not on dactylus and propodus only.

KEY WORDS
Decapoda,
Coenobitoidea,
Diogenidae,
Calcinus,
Indo-West Pacific,
Indonesia.

INTRODUCTION

Calcinus gaimardii, décrit d'Amboine par H. Milne Edwards (1848) sous le nom générique de *Pagurus*, est une espèce littorale très commune dans l'Indo-Ouest Pacifique où elle habite dans les récifs coralliens et sur les platiers récifaux.

Elle a été souvent signalée, mais bon nombre d'auteurs ont relevé, dans sa coloration, des différences mises en général sur le compte de variations intraspécifiques. Fize et Serène (1955) ont indiqué que, sur le vivant, l'écusson céphalothoracique était « rouge-brun-chataigne », cette teinte pouvant être limitée à la région antérieure ou s'étendre plus ou moins jusqu'à couvrir la totalité de la surface. Sur certains spécimens cependant, il n'y avait plus de coloration brune, l'écusson étant alors d'un « blanc légèrement ocre violet ». Quant aux pédoncules oculaires, ils étaient soit pour moitié bruns et pour moitié bleus, soit deux tiers bruns et un tiers bleus. Ces auteurs n'ont pas établi de corrélation entre les colorations de l'écusson et celles des pédoncules oculaires. Ultérieurement, Ball et Haig (1972), Wooster (1984), Haig et Ball (1988) ont manifestement eu sous les yeux des spécimens présentant deux types de coloration, mais c'est Morgan (1991 : 878) qui, le premier semble-t-il, a défini et illustré de façon précise et détaillée, une forme I (fig. 10) et une forme II (fig. 13). Il n'a observé que de minimes différences morphologiques entre les deux formes, mais a envisagé la possibilité qu'elles correspondent à des espèces distinctes. Tudge (1995 : fig. 4 A-D) décrit et figure les deux « *color variants* ». Enfin, Poupin (1997), se fondant sur Morgan (1991) et sur le travail préliminaire de l'un des auteurs (D. L. R.) estime qu'il s'agit bien de deux espèces distinctes qu'il range provisoirement sous le nom de *Calcinus gaimardii sensu lato*.

C'est à cette conclusion que nous étions parvenus après avoir examiné non seulement le matériel indonésien, mais aussi de nombreux échantillons de diverses provenances indo-ouest pacifiques précédemment identifiés à *Calcinus gaimardii* et conservés au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (MNHN).

L'objet de la présente note est de fixer le statut de *C. gaimardii* (H. Milne Edwards, 1848), qui, d'après la coloration indiquée par son auteur, correspond à la forme II de Morgan, alors que sa forme I est décrite ici sous le nom de *C. morgani* n. sp. Par ailleurs, un autre *Calcinus* a été récolté dans le détroit de Lembeh, Sulawesi, et à Amboine. Apparentée à *Calcinus morgani* n. sp., cette espèce, de petite taille, s'en distingue par

des détails de sa morphologie et surtout par sa coloration. Nous la décrivons sous le nom de *Calcinus areolatus* n. sp.

En ce qui concerne les références citées sous *Calcinus gaimardii* H. Milne Edwards et *C. morgani* n. sp., elles ont été limitées à celles qui, grâce à des détails de coloration ou à des illustrations donnés par les auteurs, peuvent être rapportées avec certitude à l'une ou à l'autre des deux espèces en question.

On trouvera dans Fize et Serène (1955 : 49) et Poupin (1997 : 688) des listes de références à *C. gaimardii sensu lato*.

MATÉRIEL

Les pagures étudiés proviennent de différents sites de la zone littorale d'Indonésie, à l'exception de quelques spécimens recueillis au Vanuatu. Les récoltes ont été faites à la main, à marée basse, sur le plateau côtier, à l'intérieur de la zone intertidale, ou en plongée jusqu'à six mètres de profondeur. Les holotypes sont conservés au Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MNHN), et des paratypes au Lembaga Ilmu Pengetahuan Indonesia (LIPI), Ambon, Indonésie. Sauf mention contraire, les récoltes ont été faites par le premier auteur.

Comme nous l'avons indiqué plus haut, ont été également revus les échantillons figurant dans les collections du MNHN sous le nom de *Calcinus gaimardii*. Une partie de ces échantillons, provenant notamment de la région malgache, des Philippines et de Polynésie, ont été réidentifiés à *C. morgani* n. sp.

Lorsque les tailles sont mentionnées, elles correspondent à la longueur de l'écusson céphalothoracique mesuré suivant l'axe médian depuis la pointe du rostre (L.e.).

Calcinus gaimardii (H. Milne Edwards, 1848) (Figs 1A ; 2A, B, E, F, I ; 3)

Pagurus gaimardii H. Milne Edwards, 1848 : 63.
Calcinus gaimardii – Dana 1852 : 457 ; 1855 : pl. 28, fig. 9. – De Man 1902 : 740. – Miyake 1978 : 54. – Yu 1986 : 11, pl. 1E. – Morgan 1991 : 857 (*pro parte*, fig. 13). – Jones et Morgan 1994 : 113, 114, fig. coul. – Tudge 1995 : 10 (*pro parte*, fig. 4C, D).
Calcinus terrae-reginae – De Man 1888 : 226.
Calcinus gaimardi – Fize et Serène 1955 : 49 (*pro parte* : pl. 2, figs 7 ; 8, non fig. texte 7, 8).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — **Indonésie.** Amboine, 18.XII.1987, 1 ♀ ovig. 5,5 mm, coll. La Pay ; 30.V.1989 : 4 ♂♂ 2,5 à 7 mm, 2 ♀♀ 3 et 4 mm ; 15.VII.1997, 1 ♂ 6 mm, 1 ♀ 4,5 mm. — Sidangoli, Halmahera, 6.VI.1989, 3 ♂♂ 4 et 5 mm, 4 ♀♀ 2,5 à 4,5 mm, 7 ♀♀ ovig. 3 à 6,5 mm. — Kastela, Ternate, 7.VI.1989, 9 ♂♂ 2 à 6 mm, 11 ♀♀ 2 à 3,5 mm, 1 ♀ ovig. 2,5 mm. — Papagaran, Nusa Tenggara Barat, 13.IX.1994, 1 ♀ ovig. 4 mm. — P. Kabuai, Biak, 14.I.1996, 4 ♂♂ 2 à 5,5 mm, 1 ♀ ovig. 3 mm, coll. R. Alik. — Maratua, Kalimantan, 23.X.1994, 2 ♂♂ 3 et 5 mm, 1 ♀ ovig. 5 mm. — Wetar, 23.XI.1994, 1 ♂ 3,5 mm. — Vatvurat, 24.XI.1994, 2 ♂♂ 2,5 mm. — Lailawan, 1.X.1996, 1 ♂ 4 mm. — Pulau Leti, 7.X.1996, 1 ♂ 7 mm, 1 ♀ 5,5 mm. — Tj. Koboi, Seram, 23.VII.1997, 1 ♀ 4 mm, coll. D. Hendriks.
Vanuatu. Île d'Efate, 1.VI.1998, 4 ♂♂ 7 mm, 1 ♀ 3 mm, 1 ♀ ovig. 4 mm, coll. Kalo Pakua.

TYPE. — Le spécimen type est un mâle de 4,2 mm (MNHN Pg 656), provenant d'Amboine (Indonésie).

DESCRIPTION

Écusson céphalothoracique plus long que large ; les dents latérales peu saillantes, obtuses, avec une petite épine. Rostre grand, triangulaire, plus ou moins arrondi au sommet, dépassant nettement les dents latérales et la base des écailles oculaires (Fig. 1A).

Pédoncules oculaires minces, un peu plus courts que l'écusson ; le diamètre des cornées compris sept fois environ dans leur longueur. Écailles oculaires assez espacées, triangulaires, unidentées. Pédoncules antennulaires et antennaires atteignant respectivement à peu près le quart et le tiers distal des pédoncules oculaires. Deuxième article des pédoncules antennaires avec une épine disto-mésiale et une saillie disto-latérale bidentée ; troisième article avec une épine disto-ventrale et quatrième article avec un ou deux denticules disto-latéraux. Écailles antennaires dépassant la base du cinquième article, armée, en arrière de la pointe distale, de trois à quatre épines mésiales et de deux épines latérales.

Chélipède gauche (Fig. 2B) plus fort que le droit. Dactyle plus court que la paume et se terminant en un ongle corné ; la face latérale des doigts et le

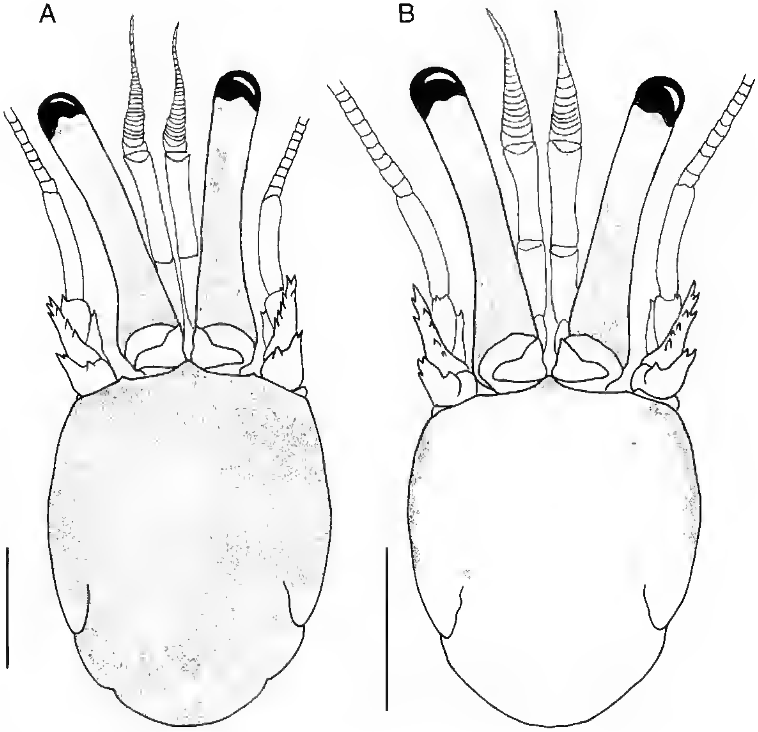


FIG. 1. — Écusson céphalothoracique et appendices céphaliques sensoriels ; **A**, *Calcinus gaimardii* (H. Milne Edwards), baie d'Amboine, ♂ 6 mm ; **B**, *C. morgani* n. sp. Halmahera, Sidangoli, ♂ holotype, 5 mm. Échelles : 2 mm.

quart distal de la paume assez fortement granuleux. Une bande longitudinale de petits tubercules, parfois assez denses, sur la face latérale de la paume. Carpe court, avec de courtes dents sur le bord distal.

Dactyle du chélipède droit (Fig. 2A) à bord dorsal denticulé, avec des tubercules aigus sur sa face latérale. Propode à bord dorsal également denticulé, la face latérale recouverte de fins granules coniques. Deuxièmes et troisièmes péréiopodes (Fig. 2E, F) avec des épines cornées sur le bord ventral du dactyle ; propode et mérus inermes ; carpe armé dorsalement de une ou deux épines distales. Sur le bord ventral du dactyle et du propode des troisièmes péréiopodes, des touffes des soies plumeuses denses. Le rapport des longueurs du dactyle et du propode mesurées le long du bord dorsal compris entre 0,6 et 0,8 pour les deux paires d'appendices.

Telson (Fig. 2I) asymétrique, le bord postérieur des lobes avec deux à quatre épines à gauche, une à trois épines à droite.

Coloration

Sur le vivant, écusson céphalothoracique partiellement à totalement brun plus ou moins rougeâtre : cette coloration couvre au moins le cinquième antérieur de l'écusson et s'étend souvent sur toute la surface, jusqu'au sillon cervical ; elle peut manquer chez les petits individus. Pédoncules oculaires avec une zone dorsale brune, large sur la partie proximale puis se rétrécissant et formant une languette à sommet aigu ou arrondi qui atteint le quart distal des pédoncules ; de part et d'autre de cette languette, les parties latérale, mésiale et ventrale sont orange. Le quart distal est bleu, plus clair à la limite de la zone proximale orange. Les cornées noires et pointillées de blanc. Pédoncules antennulaires brun bleuâtre. Pédoncules antennaires orange

jaunâtre, plus clair sur le dernier segment et le flagelle.
Propode des chélipèdes brun foncé, passant au rougeâtre sur les doigts ; les ongles blancs. Deuxièmes et troisièmes péréiopodes brun foncé uniforme ; juste en arrière de l'ongle, le dactyle est blanc.
Dans l'alcool, la pigmentation brune sur l'écusson, les pattes thoraciques et les pédoncules oculaires s'éclaircit et vire à un rouge brunâtre plus ou moins intense ; l'orange sur les pédoncules oculaires s'éclaicit également et l'anneau bleu distal passe au blanc.

Calcinus morgani n. sp.
(Figs 1B ; 2C, D, G, H, J ; 3)

Calcinus gaimardii – Alcock 1905 : 56, pl. 5, fig. 3. – Barnard 1950 : 439. – Fize et Serène 1955 : 49 (pro parte, fig. 7, 8). – Miyake 1956 : 326, fig. 16, 17. – Lee 1969 : 53, fig. 11. – Ball & Haig 1972 : 101. – Miyake 1982 : 114, pl. 38, fig. 4. – Lewinsohn 1982 : 52. – Wooster 1984 : 132. – Haig & Ball 1988 : 159. – Yu & Foo 1991 : 37. – Morgan 1991 : 879, fig. 10. – Tudge 1995 : 10 (*pro parte*, fig. 4A, B, pl. 1, fig. E). – Poupin 1997 : 688, fig. 2B, 5D.

MATÉRIEL EXAMINÉ. — **Indonésie.** Sidangoli, Halmahera, 6.VI.1989, 9 ♂ ♂ 4 à 7,5 mm, 6 ♀ ♀ 3,5 à 5 mm, 3 ♀ ♀ ovig. 4, 5 à 5 mm. — Kastela, Ternate, 7.VI.1989, 2 ♂ ♂ 2 mm. — Tj. Pisok, Manado, 21.VII.1989, 2 ♂ ♂ 3 mm, 1 ♀ 4 mm. — P. Hatta, 24.IX.1994, 1 ♂ 6,5 mm, coll. D. Hendriks. — P. Maratua, Kalimantan, 23.X.1994, 2 ♂ ♂ 2,5 mm, 1 ♀ 2 mm. — Awear, 11.XI.1994, 1 ♂ 5 mm. — Wetar, 23.XI.1994, 2 ♂ ♂ 2 et 4 mm, coll. D. Tala. — Dili, 20.XII.1994, 1 ♀ 5 mm. — Angaromeos, Biak, 13.I.1996, 1 ♀ 4,5 mm, coll. R. Alik. — Lailawan, 1.X.1996, 1 ♂ 6 mm, 1 ♀ 4 mm. — P. Leti, 7.X.1996, 4 ♂ ♂ 3 à 8 mm, 5 ♀ ♀ 2,5 à 7,5 mm, 3 ♀ ♀ ovig. 6 mm. — P. Osi, 9.VII.1997, 2 ♂ ♂ 3 et 3,5 mm, 1 ♀ 3,5 mm. — Amboine, 17.I.1998, 8 ♂ ♂ 3 à 4,5 mm, 2 ♀ ♀ 2,5 et 3 mm, coll. D. Hendriks.
Vanuatu. Île d'Efate, 1.VI.1998, 1 ♂ 8,5 mm, coll. Kalo Pakua.

TYPES.— Un mâle, Le. 5 mm, provenant d'Halmahera, Sidangoli, a été choisi comme holotype (MNHN Pg 5057). Les autres spécimens de la même localité sont des paratypes.

ÉTYMOLOGIE.— Espèce dédiée à Gary Morgan, qui a beaucoup contribué à la connaissance des Pagurides indo-ouest pacifiques et qui, en l'occurence, a eu le mérite de séparer et de caractériser de façon précise les deux formes confondues sous le nom de *Calcinus gaimardii.*

DESCRIPTION
Les caractères morphologiques sont dans l'ensemble ceux décrits chez *Calcinus gaimardii.* La seule différence notable porte sur le chélipède gauche dont les doigts sont généralement un peu plus allongés. Le telson porte de deux à neuf épines sur son lobe gauche, de zéro à six sur son lobe droit

Coloration
Sur le vivant, écusson céphalothoracique de teinte assez claire, bleu verdâtre ou blanc crémeux, avec, sur la région antérieure, des macules brun foncé dont la position est assez variable : il peut y avoir des taches sur le rostre, sur les angles antéro-latéraux et sur la région gastrique, avec souvent un liseré brun sur la partie antérieure des bords latéraux. Pédoncules oculaires à partie proximale brun foncé, à partie distale bleue, brune sous les cornées ; la couleur bleue est plus ou moins étendue, couvrant entre le tiers et la moitié de la longueur des pédoncules. Pédoncules antennulaires bleu foncé avec des flagelles orange. Pédoncules antennaires avec les flagelles et les écailles orange.
Chélipèdes brun foncé, dactyle et doigt fixe brun rougeâtre, le bout des doigts blanc, les trois quarts proximaux de la paume rouge orange. Deuxièmes et troisièmes péréiopodes brun foncé, avec des soies brun foncé puis blanches ; sur le dactyle et la partie distale du propode des taches arrondies brun foncé, marquant les fossettes pilifères ; ces taches sont peu discernables quand la coloration de fond est intense. La partie distale du dactyle, en arrière de l'ongle, blanc, puis bleu clair, puis brun foncé.
Dans l'alcool, les teintes s'éclaircissent : le brun foncé vire à un brun bleuâtre ou rougeâtre. Sur les pédoncules oculaires, la partie distale bleue persiste longtemps puis passe au blanc, l'anneau sombre subcornéen restant en général discernable. Les taches arrondies sur le dactyle et la moitié distale du propode des pattes ambulatoires passent au rouge et sont très visibles sur un fond éclairci.

DISCUSSION SUR LE STATUT DE *CALCINUS GAIMARDII* ET COMPARAISON AVEC *C. MORGANI* N. SP.

Calcinus gaimardii H. Milne Edwards est depuis longtemps connu comme présentant une forte variabilité de la pigmentation de l'écusson céphalothoracique, des chélipèdes, des deux paires de pattes ambulatoires, et des pédoncules oculaires. Cependant, plusieurs auteurs ont noté qu'il existait une corrélation dans les différences de coloration et que certains spécimens se distinguaient notamment par la disposition des marques pigmentaires à la fois sur l'écusson et sur les pédoncules oculaires. Morgan (1991), le premier, nous l'avons dit, a séparé et caractérisé de façon précise deux types de coloration de *C. gaimardii* et les a désignés sous les noms de forme I et de forme II.

Examinant de nombreux spécimens identifiés à l'espèce de H. Milne Edwards, nous avons pu sans difficulté, en dépit de minimes différences dans l'extension des marques pigmentaires, rapporter à l'une ou à l'autre de ces deux formes tous les spécimens encore colorés ou présentant des traces suffisantes de coloration. Il en était de même dans la littérature, lorsque les références à *C. gaimardii* étaient accompagnées d'une description adéquate de la coloration et/ou d'illustrations significatives.

Nous n'avions pas observé de colorations intermédiaires entre les formes I et II. D'autre part, l'une et l'autre cohabitaient souvent dans une même localité, et ceci permettait d'écarter l'hypothèse qu'elles correspondaient à des phénotypes géographiques. Nous pouvions ainsi conclure que les deux formes représentaient des espèces distinctes, mais il convenait avant tout de déterminer à laquelle des deux devait s'appliquer le nom de *C. gaimardii*. Dans sa très courte diagnose, H. Milne Edwards ne donnait qu'une indication de coloration : « Couleur rougeâtre uniforme ». Or, seule la forme II offre une coloration d'ensemble brun foncé, passant au rougeâtre dans l'alcool, y compris sur l'écusson qui est souvent entièrement fortement pigmenté, alors que, dans la forme I, cette région est toujours en grande partie de teinte claire, avec des taches brunes ou rouges très localisées. Il semble donc justifié de considérer que c'est cette forme II que H. Milne Edwards a eu sous les yeux, la forme I étant celle que nous décrivons ici sous le nom de *C. morgani* n. sp.

C'est essentiellement sur l'écusson, sur les pédoncules et sur les articles distaux des deuxièmes et troisièmes péréiopodes que portent les différences. En ce qui concerne les chélipèdes, si on tient compte des variations de teinte (brun plus ou moins foncé, plus ou moins violacé ou rougeâtre) les deux espèces ne se distinguent guère par la coloration, et celle-ci peut être sensiblement identique chez des spécimens appartenant à l'une ou à l'autre.

Les indications figurant dans le Tableau 1 correspondent aux observations sur le vivant. Dans l'alcool, les marques colorées restent longtemps visibles et peuvent encore être discernables après une cinquantaine d'années. La teinte brune s'éclaircit, virant au brun rouge, puis au rouge, puis au rose. Le bleu sur les pédoncules oculaires passe finalement au blanc, mais persiste plus longtemps chez *C. morgani*, qui conserve aussi son anneau foncé subcornéen. Les deux espèces peuvent généralement être distinguées au premier coup d'œil par l'aspect de l'écusson : lorsque celui-ci présente sur sa partie antérieure au moins une coloration uniforme, de brun à brun rougeâtre, coloration qui s'étend souvent sur toute sa surface, il s'agit de *C. gaimardii*. En revanche, quand l'écusson est de teinte claire, généralement blanc ou rose dans l'alcool, avec des petites taches colorées localisées sur le rostre et/ou près des angles antéro-latéraux, on est en présence de *C. morgani*. En outre, chez ce dernier, quand, dans l'alcool, la teinte de fond des deuxièmes et troisièmes péréiopodes s'est éclaircie, des petites taches rouges arrondies sont bien visibles sur le dactyle et le propode, taches qui manquent toujours chez *C. gaimardii*.

En dehors de la coloration, qui les distingue nettement, les deux espèces ne présentent guère de différences morphologiques significatives. Morgan (1991 : 878) a noté que la forme II (= *gaimardii*) avait généralement moins d'épines sur le telson et un chélipède gauche plus fort. En fait, la spinulation du telson est toujours assez variable. Si, effectivement, le nombre maximal d'épines observé aussi bien sur le lobe gauche

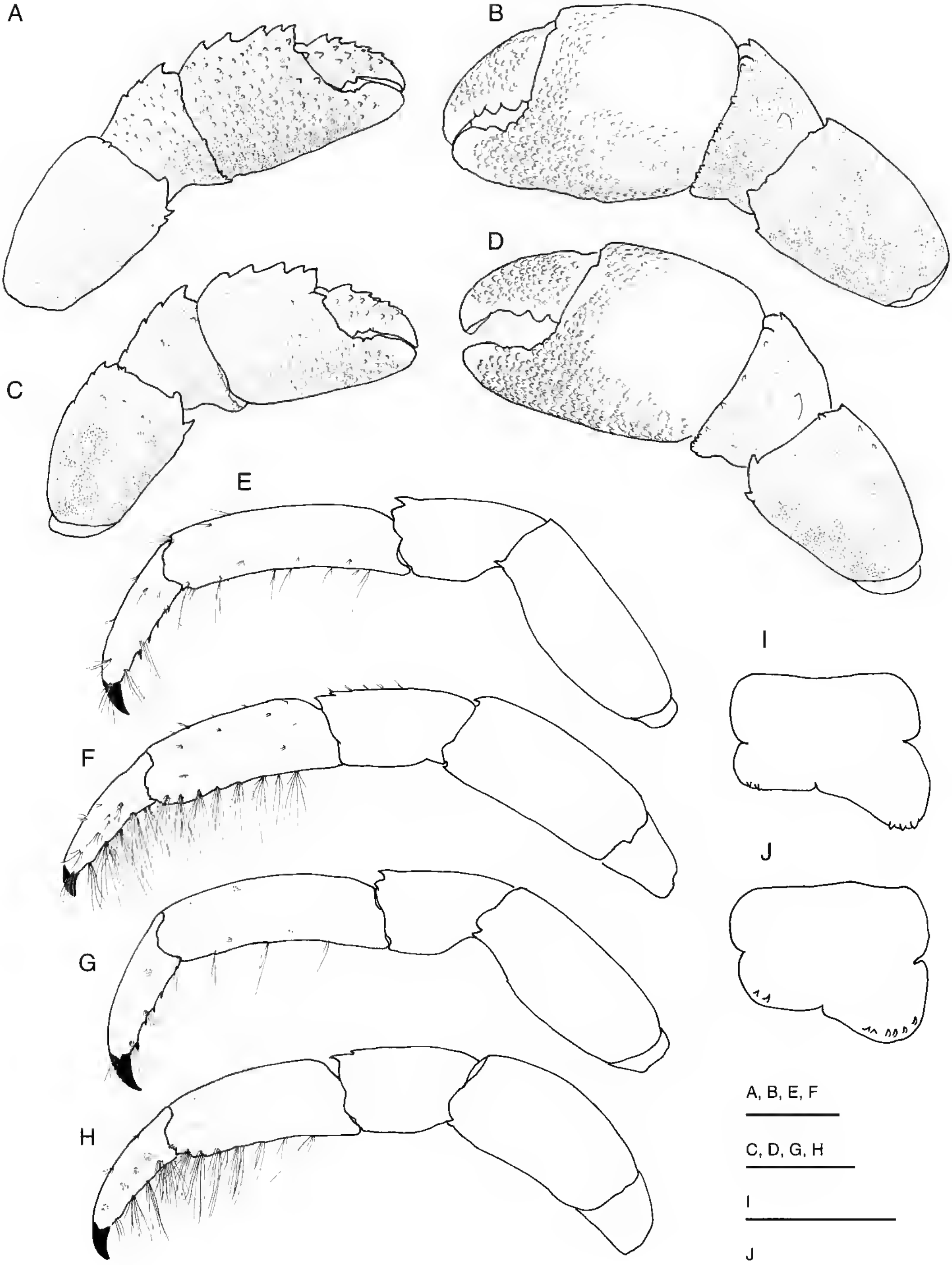


Fig. 2. — A, B, E, F, I, *Calcinus gaimardii* (H. Milne Edwards) ; C, D, G, H, J, C. *morgani* n. sp. ; **A**, **C**, chélipède droit ; **B**, **D**, chélipède gauche ; **E**, **G**, deuxième péréiopode gauche ; **F**, **H**, troisième péréiopode gauche ; **I**, **J**, telson. Échelles : 2 mm.

TABLEAU 1. — Différences de coloration entre *Calcinus morgani* et *C. gaimardii*.

	Calcinus morgani	*Calcinus gaimardii*
Écusson céphalothoracique	Crème à gris bleu verdâtre, avec des taches brunes localisées sur le rostre et au voisinage des bords antéro-latéraux.	Brun rougeâtre sur le cinquième antérieur au moins, souvent sur toute la surface.
Pédoncules oculaires	La moitié proximale brun foncé. la moitié distale bleue, avec un anneau brun sous les cornées.	Une zone proximale brune, large, puis se rétrécissant en une languette dont le sommet aigu ou arrondi atteint le tiers distal environ des pédoncules. Parties latérale, mésiale et ventrale orange. En arrière des cornées, un anneau bleu étroit.
Deuxièmes et troisièmes péréiopodes	Brun foncé. Le dactyle blanc juste en arrière de l'ongle. Des taches brunes arrondies sur la face latérale du dactyle et de la moitié distale du propode.	Brun foncé. Sur le dactyle, cette teinte passe au rouge puis au blanc en arrière de l'ongle. Pas de taches arrondies sur les faces latérales du dactyle et du propode.

(neuf) que sur le lobe droit (six) est plus élevé chez *C. morgani* que chez *C. gaimardii* (respectivement cinq et trois), certains spécimens de la nouvelle espèce ne portent que quelques épines. Quant au grand chélipède, il est souvent moins robuste chez *C. morgani*, mais nous avons surtout relevé que, chez cette espèce, la main était plus allongée, les doigts un peu plus longs (comparer Fig. 2B et D). Cependant, il est difficile de fonder une identification sur ce caractère qui présente lui aussi de notables variations.

Comme nous l'avons mentionné plus haut, un certain nombre de références à *C. gaimardii* permettent, d'après les colorations décrites ou figurées, soit de confirmer l'identification à l'espèce de H. Milne Edwards, soit de considérer qu'il s'agit en fait de *C. morgani* n. sp. Toutefois, dans d'autres cas, en l'absence d'indications sur la coloration, nous restons dans l'incertitude. Il est par conséquent impossible d'établir avec précision l'extension géographique des deux espèces. Nous savons qu'elles cohabitent souvent dans une même région. Ainsi, on les rencontre l'une et l'autre dans un vaste secteur qui va de l'Indonésie à l'Australie, aux Philippines, au Japon et aux îles Fidji. S'il est probable que *C. gaimardii* s'étend hors de ce secteur, ceci reste à confirmer. En effet, les références identifiables relatives à l'est de l'océan Indien – côtes est-africaines (Lewinsohn 1982) et sud-africaines (Barnard 1950), Maldives (Alcock 1905) – se rapportent à *C. morgani*. C'est aussi le cas des nombreux spécimens de la région malgache que nous avons examinés. De même, dans l'ouest du Pacifique, aux Mariannes (Guam, Wooster 1984) et en Polynésie (Poupin 1997 et observations personnelles) seule la nouvelle espèce peut être reconnue avec certitude.

On peut donc pour l'instant et à titre provisoire, considérer que la distribution respective des deux espèces est la suivante (Fig. 3) : *C. gaimardii* H. Milne Edwards : de l'ouest de l'Indonésie à l'Australie, au Japon et aux Fidji ; *C. morgani* n. sp. : toute la région indo-ouest pacifique, des côtes est- et sud-africaines au Japon et à la partie occidentale du Pacifique.

Calcinus areolatus n. sp. (Fig. 4A-F)

MATÉRIEL EXAMINÉ. — Détroit de Lembeh, NE Sulawesi, 12.VI.1997, 2 ♂ ♂ 2 mm ; 28.V.1998, 2 ♂ ♂, 3 ♀ ♀ 2 mm. — Amboine, 28.II.1998, 5 ♂ ♂ 1.5 à 2 mm, 1 ♀ 2 mm.

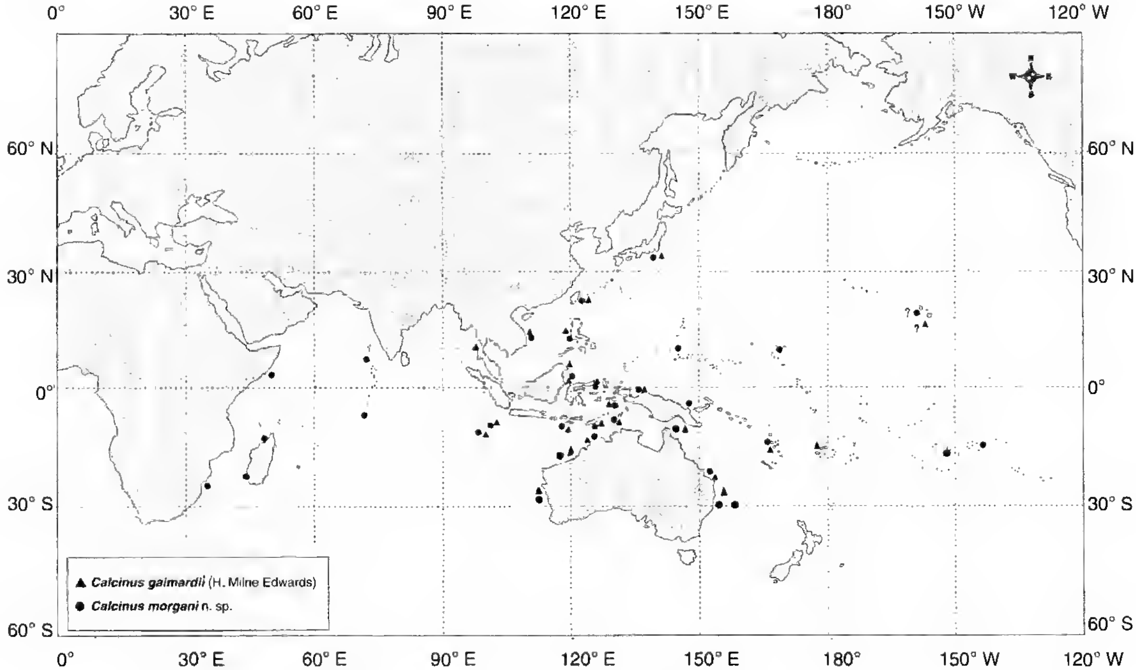


FIG. 3. — Distribution géographique de *Calcinus gaimardii* (H.Milne Edwards) et de *C. morgani* n. sp.

TYPES. — Un mâle, L.e. 2 mm, provenant d'Amboine a été choisi comme holotype (MNHN Pg 5816) ; les autres spécimens de la même localité sont des paratypes.

ÉTYMOLOGIE. — *Areolatus*, aréolé : par allusion aux taches circulaires brunes sur les pattes ambulatoires.

DESCRIPTION

Écusson céphalothoracique (Fig. 4A) légèrement plus long que large. Rostre grand, triangulaire, arrondi au sommet, dépassant de beaucoup les dent latérales, qui sont armées d'un petit denticule.

Pédoncules oculaires un peu plus courts que l'écusson, la partie proximale dilatée. Le diamètre de cornées compris cinq fois dans la longueur des pédoncules. Écailles oculaires petites, unidentées, modérément espacées.

Pédoncules antennulaires atteignant le cinquième distal des pédoncules oculaires. Pédoncules antennaires atteignant le tiers distal des pédoncules oculaires ; deuxième article avec une saillie disto-latérale bidentée et une forte épine disto-mésiale ; troisième article armé d'une épine disto-ventrale ; quatrième article avec un denticule disto-dorsal et cinquième article inerme. Écailles antennaires dépassant la base du dernier article, avec deux épines latérales en arrière de la pointe distale et deux à quatre épines sur la région dorsale.

Chélipède gauche (Fig. 4D) plus fort que le droit. Dactyle et doigt fixe se terminent en un grand ongle corné, la face latérale avec des petits tubercules coniques et des granules. Sur la face latérale de la paume également des petits tubercules coniques ou arrondis. Carpe court, à peu près deux fois plus court que le mérus, sa surface granulo-tuberculée avec un tubercule saillant au-dessus de l'articulation carpe/mérus, une forte dent subdistale sur le bord dorsal. Face latérale du mérus presque lisse, à l'exception d'une plage faiblement tuberculée entre le bord distal et la moitié distale du bord dorsal ; bord ventral avec deux épines distales.

Chélipède droit (Fig. 4C) mince, dactyle à peu près de la même longueur que la paume. Bord dorsal et face latérale du dactyle avec des tubercules, plus forts sur la partie proximale. Face laté-

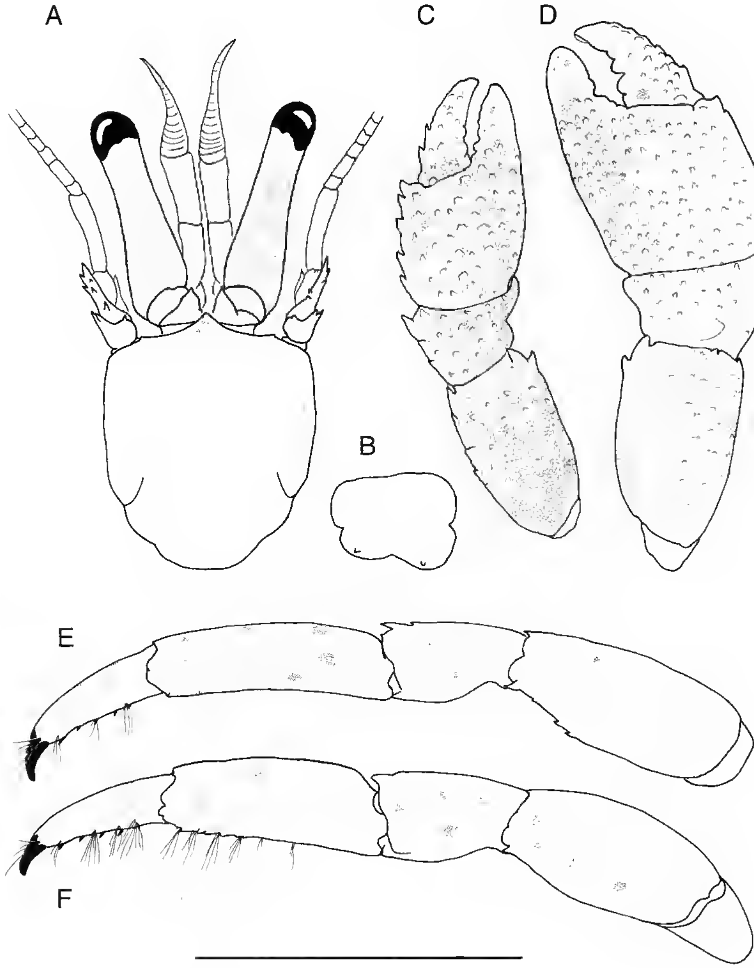


FIG. 4. — *Calcinus areolatus* n. sp., île d'Amboine, ♂ holotype, 2 mm ; **A**, écusson céphalothoracique et appendices céphaliques sensoriels ; **B**, telson ; **C**, chélipède droit ; **D**, chélipède gauche ; **E**, deuxième péréiopode gauche ; F, troisième péréiopode gauche. Échelle : 2 mm.

rale du doigt fixe avec des tubercules coniques. Bord dorsal de la paume denticulé, la face latérale de la paume recouverte de tubercules coniques ou arrondis. Carpe court, son bord dorsal avec trois dents de taille décroissante ; mérus avec deux dents épineuses disto-ventrales.

Deuxièmes péréiopodes (Fig. 4E) à dactyle plus court que le propode, et portant quatre soies spiniformes au bord ventral ; carpe avec une dent distale aiguë suivie d'un denticule sur le bord dorsal. Troisièmes péréiopodes (Fig. 4F) plus courts que les deuxièmes, avec dactyle, propode, carpe et mérus plus forts. Le rapport des longueurs du dactyle et du propode mesurées le long du bord dorsal compris entre 0,6 et 0,8 pour les deux paires d'appendices. Bord ventral du dactyle et de la moitié distale du propode garni de brosses des soies dont la densité varie notablement suivant les individus.

Telson (Fig. 4B) asymétrique, armé d'un seul denticule, médian, sur chaque lobe.

Coloration

Sur le vivant : écusson blanchâtre, avec des petites taches brunes sur le rostre et les régions latérales. Les trois quarts proximaux des pédon-

cules oculaires brun foncé, le quart distal bleu, avec un anneau plus clair sous les cornées ; celles-ci noires. Pédoncules antennaires orange, sauf le troisième et le quatrième articles qui sont bruns. Les deux premiers articles des pédoncules antennulaires bruns, la moitié proximale de l'article distal brun clair, sa moitié distale orange jaunâtre.

Couleur générale des chélipèdes brune, les tubercules blancs, le dactyle et le doigt fixe en grande partie blancs avec des petites taches brunes. Le dactyle et le quart distal du propode des deuxièmes péréiopodes blancs, le reste du propode, le carpe et le mérus bruns. Sur les troisièmes péréiopodes, le dactyle et la moitié ou, souvent, la totalité du propode blancs, le carpe et le mérus bruns. Tous les articles de ces deux paires d'appendices portent des taches arrondies brun foncé.

Remarques

Calcinus areolatus n. sp. ressemble à *C. morgani* n. sp. par ses écailles oculaires unidentées, les dactyles des deuxièmes et troisièmes péréiopodes plus courts que les propodes, une brosse de soies sur le bord ventral du dactyle et la moitié distale du propode des troisièmes péréiopodes, et la ponctuation brune de pattes ambulatoires. Les caractères qui distinguent *C. areolatus* de *C. morgani* sont :

– le rostre plus long et plus large ;

– les pédoncules oculaires plus courts et plus robustes : ils sont d'un sixième plus courts que l'écusson, et le diamètre des cornées est compris cinq fois environ dans la longueur des pédoncules, contre sept fois chez *C. morgani* ;

– les soies en brosse sur le dactyle et le propode des troisièmes péréiopodes, qui sont moins denses ;

– les deux lobes du telson, qui portent chacun un seul court denticule, et non plusieurs épines ;

– la coloration : les deux espèces ont l'écusson de teinte claire, avec des taches brunes. Les pédoncules oculaires présentent aussi une partie proximale brune, une partie distale bleue, mais, chez *C. areolatus*, cette dernière n'occupe que le quart distal du pédoncule et est séparée de la cornée par un liseré plus clair, alors que c'est un anneau foncé que l'on observe chez *C. morgani*. Les différences les plus apparentes concernent les trois premières paires de péréiopodes. Chez *C. areolatus*, les doigts des chélipèdes, le dactyle et la partie distale au moins du propode des deuxièmes et troisièmes péréiopodes sont blancs et des taches brunes arrondies sont présentes sur tous les articles de ces deux paires d'appendices, alors que, chez *C. morgani*, celles-ci sont fortement pigmentées jusqu'au voisinage des ongles et que les taches brunes sont localisées sur le dactyle et le propode.

Distribution

Calcinus areolatus n. sp. n'est connu pour l'instant que de la localité type, Amboine, et de l'extrême est de Sulawesi.

RÉFÉRENCES

Alcock A. 1905. — Pagurides, *in Catalogue of the Indian Decapod Crustacea in the collection of the Indian Museum*. Part II: *Anomura*, fasc.1: *Paguridae*. [s.n.], Calcutta: i-xi, 1-197, pl. 1-16.

Ball, E. E. & Haig J. 1972. — Hermit crabs from the eastern New-Guinea. *Pacific Science* 26 (1): 87-107.

Barnard K. H. 1950. — Descriptive catalogue of South African decapod Crustacea (crabs and shrimps). *Annals of the South African Museum* 38: 1-837.

Dana J. D. 1852. — Crustacea, *in* United States Exploring Expedition during the years 1838-1842 under the command of Charles Wilkes, U.S.N., 13 (1): i-viii, 1-685.

Dana J. D. 1855. — Crustacea, *in* United States Exploring Expedition during the years 1838-1842 under the command of Charles Wilkes, U.S.N., 13 (Atlas):1-27, pl.1-96.

Fize A. & Serène R. 1955. — *Les Pagures du Vietnam*. Institut océanographique Nhatrang, Hai Hoc Viên, Note n° 45, ix, 228 p.

Haig J. & Ball E. E. 1988. — Hermit crabs from North Australian and eastern Indonesian waters (Crustacea Decapoda: Anomura: Paguroidea) collected during the 1975 Alpha Helix Expedition. *Record of the Australian Museum* 40: 151-196.

Jones D. S. & Morgan G. J. 1994. — *A Field Guide to Crustaceans of Australian Waters*. Western Australian Museum Book, Reed, 216 p., fig.

Lee S. C. 1969. — Anomuran crustacea of Taiwan. Part I: Diogenidae. *Bulletin of the Institute of Zoology Academia Sinica* 8 (2): 39-57.

Lewinsohn C. 1982. — Researches on the coast of Somalia. The shore and the dune of Sar Uanle. 33:

Diogenidae, Paguridae and Coenobitidae (Crustacea Decapoda Paguridea). *Monitore Zoologico Italiano*, suppl. No.16 (2): 35-68.

Man J. G. de 1902. — Die von Herrn Prof. Kükenthal im Indischen Archipel gesammelten Dekapoden und Stomatopoden. *Abhandlungen von der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft* 25 (3): 465-929.

Man J. G. de 1887-1888. — Report on the Podophthalmous Crustacea of the Mergui Archipelago, collected for the Trustees of the Indian Museum, Calcutta, by Dr John Anderson, F. R. S., Superintendent of the Museum. Part I-V. *Journal of the Linnean Society of London (Zoology)* 22 : 1-312, pls 1-19.

Milne Edwards H. 1848. — Note sur quelques nouvelles espèces du genre Pagure. *Annales des Sciences naturelles, Zoologie*, 3e série 10 : 59-64.

Miyake S. 1956. — Invertebrate fauna of the intertidal zone of the Tokara Islands. XIII: Anomura. *Publications of the Seto Marine Biological Laboratory* 5 (3): 305-337.

Miyake S. 1978. — *The Crustacean Anomura of Sagami Bay*. Biological Laboratoty, Imperial Household, [s.l.]: viii, 200 p. + 161 p., fig. 1-72, pl. 1-4 (in Japanese and in English).

Miyake S. 1982. — *Japanese Crustacean Decapods and Stomatopods in Color*. I: *Macrura, Anomura and Stomatopoda*. Hoikusha Publishing Co., Lrd, Osaka, vii, 261 p., pl. 1-56 (in Japanese; index in English).

Morgan G. J. 1991. — A review of the hermit crab genus *Calcinus* Dana (Crustacea: Decapoda: Diogenidae) from Australia with descriptions of two new species. *Invertebrate Taxonomy* 5: 869-913.

Poupin J. 1997. — Les Pagures du genre *Calcinus* en Polynésie française avec la description de trois nouvelles espèces (Decapoda, Anomura, Diogenidae). *Zoosystema* 19 (4) : 683-719.

Tudge C. C. 1995. — *Hermit Crabs of the Great Barrier Reef and Coastal Queensland*. School of Marine Science, The University of Queensland; Backhuys Publishers, Leiden, 40 p.

Wooster D. S. 1984. — The genus *Calcinus* (Paguridae, Diogenidae) from the Mariana Islands including three new species. *Micronesica* 18 (2): 121-162.

Yu H. P. 1986. — On the hermit crabs of the genus *Calcinus* (Crustacea, Decapoda, Diogenidae) from Taiwan. *Journal of Taiwan Museum* 40 (1): 9-14.

Yu H. P. & Foo K. Y. 1991. — *Hermit crabs of Taiwan*. S. C. Publishing Inc., Taipei, 78 p., fig. (in Chinese).

Soumis le 19 janvier 1999 ;
accepté le 22 mars 1999.

Three new species of the genus *Munida* Leach, 1820 (Decapoda, Galatheidae) from the Seychelles Islands (Indian Ocean)

Enrique MACPHERSON
Centro de Estudios Avanzados de Blanes (CSIC), Cami de Santa Barbara s/n
17300 Blanes, Girona (Spain)
macpherson@ceab.csic.es

Macpherson E. 1999. — Three new species of the genus *Munida* Leach, 1820 (Decapoda, Galatheidae) from the Seychelles Islands (Indian Ocean). *Zoosystema* 21 (3) : 473-482.

ABSTRACT
Three new species of the genus *Munida* Leach, 1820 (*M. insularis, M. dissita* and *M. nesiotes*) are described and illustrated from specimens collected during the cruise Cepros carried out off Seychelles Islands. *M. insularis* closely resembles *M. eclepsis* Macpherson, 1994 from New Caledonia. The new species is characterized by the presence of five spines on the lateral margins of the carapace behind cervical groove, the second abdominal segment armed with spines along the anterior ridge, the distolateral spine of the basal antennular segment longer than the distomesial and the dactylus of the walking legs short, with movable spinules along the entire ventral border. *M. dissita* is closely related to *M. remota* Baba, 1989, from Madagascar, *M. rubiesi* Macpherson, 1991, from the Gulf of Aden and *M. africana* Doflein & Balss, 1913, from Somalia. *M. dissita* has five spines on the lateral margins of the carapace behind cervical groove, the second abdominal segment armed with spines along the anterior ridge, the distolateral spine of the basal antennular segment longer than the distomesial and the dactylus of the walking legs long and slender, with movable spinules along the proximal ventral border. *M. nesiotes* is close to *M. erato* Macpherson, 1994, from New Caledonia and Chesterfield Islands and belongs to the group of species having four spines on the lateral margins of the carapace behind cervical groove.

KEY WORDS
Crustacea,
Decapoda,
Galatheidae,
Munida,
new species,
Seychelles,
Indian Ocean.

RÉSUMÉ

Trois nouvelles espèces du genre Munida *Leach, 1820 (Decapoda, Galatheidae) des îles Seychelles (océan Indien).*

Trois nouvelles espèces du genre *Munida* Leach, 1820 (*M. insularis, M. dissita* et *M. nesiotes*) sont décrites et illustrées à partir de spécimens récoltés lors de la campagne Cepros au large des îles Seychelles. *M. insularis* est proche de *M. eclepsis* Macpherson, 1994, de Nouvelle-Calédonie. La nouvelle espèce est caractérisée par la présence de cinq épines sur les bords latéraux de la carapace en arrière du sillon cervical, le deuxième segment abdominal portant des épines le long de la crête antérieure, l'épine distolatérale du segment antennulaire basal plus longue que la distomesiale et le dactylus des pattes ambulatoires court, avec des spinules mobiles tout le long du bord ventral. *M. dissita* est proche de *M. remota* Baba, 1989, de Madagascar, de *M. rubiesi* Macpherson, 1991, du golfe d'Aden et de *M. africana* Doflein & Balss, 1913, de Somalie. *M. dissita* a cinq épines sur les bords latéraux de la carapace en arrière du sillon cervical, le second segment abdominal portant des épines le long de la crête antérieure, l'épine distolatérale du segment antennulaire basal plus longue que la distomesiale et le dactylus des pattes ambulatoires long et fin, avec des spinules mobiles le long du bord ventral proximal. *M. nesiotes* est proche de *M. eratto* Macpherson, 1994, de Nouvelle-Calédonie et des îles Chesterfield et appartient au groupe d'espèces ayant quatre épines aux bords latéraux de la carapace en arrière du sillon cervical.

MOTS CLÉS
Crustacea,
Decapoda,
Galatheidae,
Munida,
nouvelle espèce,
Seychelles,
océan Indian.

INTRODUCTION

In recent years the study of the crustacean decapods of Seychelles Islands has received some attention (e.g. Bruce 1976, 1984; Haig 1984; Serène 1984; Fransen 1994), indicating the presence of a rich fauna. Additionally, studies carried out in the Western Indian Ocean have pointed to our lack of knowledge of the interesting fauna in this area. Among these works, some have been centered on galatheid crustaceans, especially on the genus *Munida* (e.g. Tirmizi 1966, Tirmizi & Javed 1976, Tirmizi & Javaid 1992; Türkay 1986; Baba 1974, 1989; Macpherson 1991; Macpherson & Baba 1993; Galil 1999), indicating the existence of about 20 species, although very few records have been noted around Seychelles waters.

During the cruise CEPROS, an expedition to evaluate the crustacean resources in the continental shelf and slope of the Seychelles Islands (Intes & Bach 1989), some specimens of the genus *Munida* were taken. Through the courtesy of Alain Crosnier, these specimens have been examined, being considered as belonging to three new species.

The types of the new species and other specimens are deposited in the collections of the Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. The measurements given are the carapace length, excluding rostrum. The terminology used follows previous papers (see Zariquiey-Alvarez 1952; Macpherson & de Saint-Laurent 1991; Baba & de Saint-Laurent 1996).

SYSTEMATICS

Munida insularis n. sp.
(Fig. 1)

MATERIAL EXAMINED. — CEPROS, stn 67, 4°59.8'S, 56°48.8'E, 300 m, 31.X.1987, 1 ♂ holotype 24.2 mm, 1 ov. ♀ 24.7 mm.

ETYMOLOGY. — From the Latin, *insula*, island in reference to the islands where the type specimens were collected.

DISTRIBUTION. — Seychelles Islands, 300 m.

DESCRIPTION

Carapace slightly longer than wide. Transverse

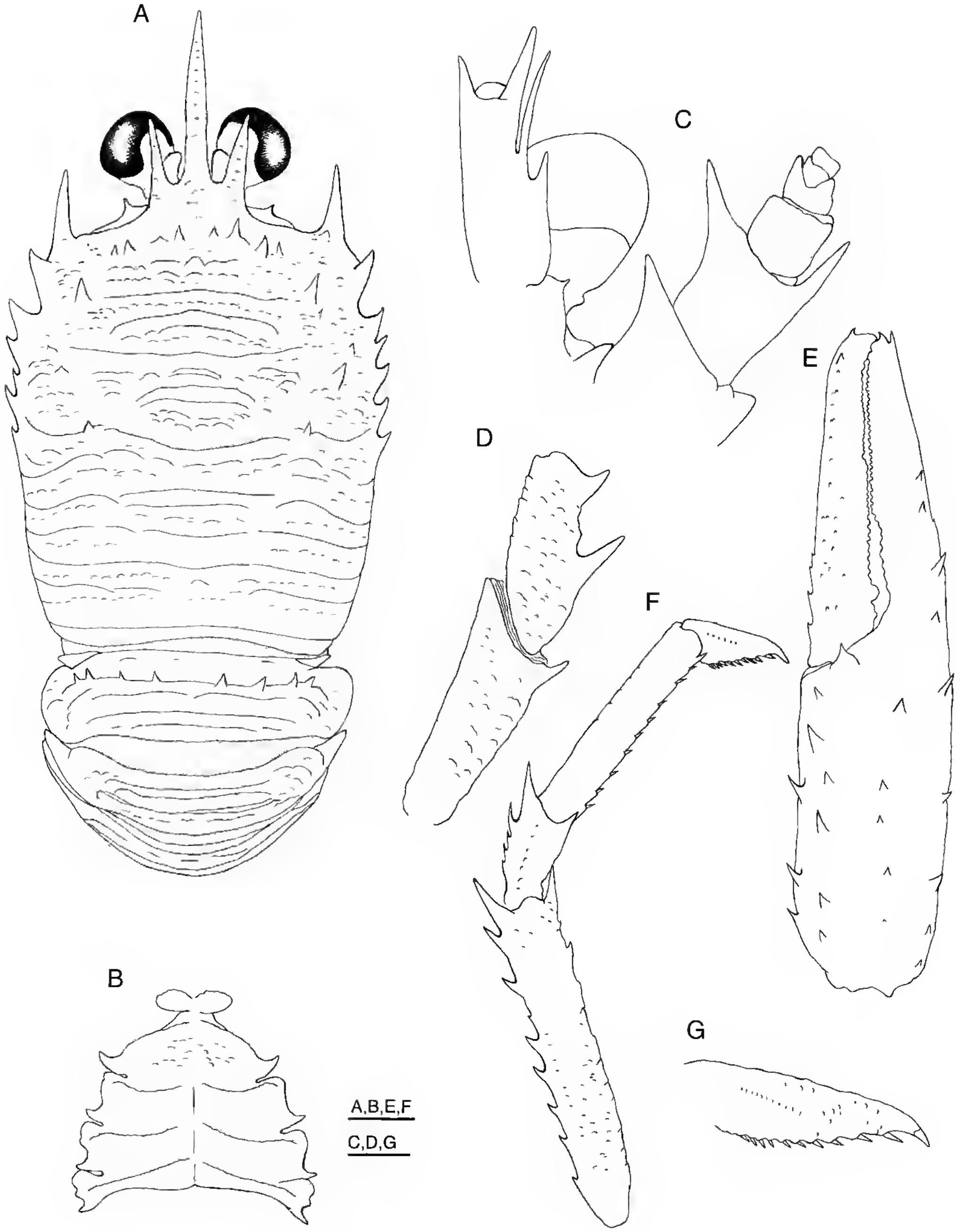


FIG. 1. — *Munida insularis* n. sp., holotype, ♂ 24.2 mm, setae of carapace, abdomen and pereiopods not illustrated; **A**, carapace and abdomen, dorsal view; **B**, sternal plastron; **C**, ventral view of cephalic region, showing antennular and antennal peduncles; **D**, right third maxilliped, lateral view; **E**, right cheliped, dorsal view of the palm and fingers; **F**, right first walking leg, lateral view; G, dactylus of right first walking leg, lateral view. Scale bars: A, B, E, F, 5 mm; C, D, G, 2 mm.

ridges mostly interrupted, with dense very short, nor iridescent, setae and few long iridiscent setae. Main rransverse srriae on posterior part of carapace interrupted in cardiac region. Numerous small scales between main striae. Several small scales on intestinal region. Gastric region with a row of four pairs of epigastric spines, pair just behind supraocular spines being largest. One parahepatic, one branchial anterior and one postcervical spine on each side. Occasionally, one small additional spine on each parahepatic and branchial anterior region.

Fronral margins slightly oblique. Lateral margins feebly convex. Anterolateral spine well-developed, situated at anterolateral angle, overreaching level of sinus between rostrum and supraocular spines. Second marginal spine before cervical groove four times smaller than preceding one. Branchial margins with five spines decreasing in size posteriorly.

Rosrrum spiniform, half as long as remaining carapace, slightly sinuous and horizontal. Supraocular spines reaching midlength of rosrrum and not overreaching end of corneas, slightly divergent, upwardly directed.

Fourth thoracic sternite with some short granulated striae; lateral surface of fifth to seventh sternites smooth, without striae, granules or carinae. Anterior part of fourth sternite slightly narrower than third. Transverse ridges between fifth, sixth and seventh sternites obtuse, feebly granulated.

Second abdominal tergite with one row of four ro five pairs of spines on anterior border. Second and rhird tergites with one main transverse stria, and three to four additional continuous srriae or interrupted medially. Fourth abdominal tergite with one main transverse continuous stria and two additional weak striae.

Eyes moderarely large, maximum corneal diamerer abour one third the distance between bases of anterolateral spines.

Basal segment of antennule (disral spines excluded), about one quarter carapace length, elongate, slightly overreaching corneas, with two distal spines, mesial spine shorter than lateral spine; two spines on lateral margin, proximal one shorr, located at midlength of segment, distal one long, not overreaching distolateral spine.

Firsr segment of antennal peduncle with one distal spine on mesial margin not reaching end of second segment; second segment with two long distal spines, mesial spine slightly longer than lateral spine, reaching end of penultimare segment, although not overreaching antennal peduncle; penultimate segment unarmed.

Ischium of third maxilliped about 1.5 time length of merus measured along dorsal margin, distoventrally bearing spine. Merus of third maxilliped bearing two well-developed spines on flexor margin, distal smaller; extensor margin unarmed.

Chelipeds subequal, squamous, with numerous short uniramous setae more dense on mesial borders of articles. Palm slightly more than twice as long as high and nearly as long as fingers. Merus armed with some spines, strongest spine on distal border short, not overreaching proximal quarter of carpus. Carpus with several spines on dorsal side and several spines scattered on mesial and ventral sides. Palm with several spines scattered on mesial and dorsal sides and one row of dorsolateral spines, continuing onto first half of fixed finger. Fingers distally curving and crossing, ending in a sharp point; movable with two spines near base and one spine near tip; fixed with two additional spines near tip; cutting edges with small teeth of different sizes.

Second pereiopod slightly less than twice carapace length; merus shorter than carapace, about 5.5 times as long as high, about three times carpus length and 1.5 times as long as propodus; propodus five times as long as high, about twice dactylus length. Merus with eight to twelve spines on dorsal border, increasing in size distally, ventral margin with one long disral spine, one additional spine on distal half. Carpus with four to five dorsal spines and one distoventral spine. Propodus wirh nine to ten movable ventral spines. Dactylus short, with dorsal margin slightly convex on proximal half, slightly curving distally, with nine ro ten movable spinules along enrire ventral margin. Third pereiopod similar to second; fourth pereiopod shorter rhan second and third. Merus of fourth pereiopod two rhirds lengrh of second pereiopod. Epipods absenr from all pereiopods.

Remarks

Munida insularis belongs ro rhe group of species

having five spines on the lateral margins of the carapace behind cervical groove, eyes moderately large, the second abdominal segment armed with spines along the anterior ridge, the lateral parts of the posterior thoracic sternites without granules or carinae, rostrum spiniform, the distolateral spine of the basal antennular segment longer than the distomesial and the dactylus of the walking legs short, with movable spinules along the entire ventral border. The new species is closely related to *M. eclepsis* Macpherson, 1994, from New Caledonia. However, both species can be distinguished by several aspects :

– The secondary striae are clearly more numerous in the new species than in *M. eclepsis*.

– The distomesial spine of the second segment of the antennal peduncle is long and overreaches the antennal peduncle in *M. eclepsis*, whereas in the new species this spine is very short and only reaches the end of the third segment.

– The dactylus of the walking legs are clearly shorter in the new species than in *M. eclepsis*.

Munida dissita n. sp.
(Fig. 2)

MATERIAL EXAMINED. — CEPROS, stn 17, 4°35.2'S, 56°24.9'E, 400 m, 22.X.1987: 1 ♂ Holotype 26.5 mm, 1 ♀ 16.4 mm.

ETYMOLOGY. — From the Latin, *dissitus*, distant, apart, in reference to the creole name of the Seychelles ("zil eloigne sesel").

DISTRIBUTION. — Seychelles Islands, 400 m.

DESCRIPTION

Carapace longer than wide. Transverse ridges mostly interrupted, with dense short, not iridescent setae and few long iridiscent setae. Main transverse striae on posterior part of carapace interrupted in cardiac region. Intestinal region with some small striae. Numerous small scales between main striae. Gastric region with a row of five pairs of epigastric spines, pair just behind supraocular spines being the largest. One parahepatic, one branchial anterior and one postcervical spine on each side. Occasionally one small additional spine on parahepatic and hepatic regions. Frontal margins slightly oblique. Lateral margins feebly convex. Anterolateral spine well-developed, situated at anterolateral angle, reaching level of sinus between rostrum and supraocular spines. Second marginal spine before cervical groove three times smaller than preceding one. Branchial margins with five spines decreasing in size posteriorly.

Rostrum spiniform, half as long as remaining carapace, slightly sinuous and horizontal. Supraocular spines reaching midlength of rostrum and end of corneas, subparallel or slightly divergent, upwardly directed.

Fourth thoracic sternite with some short granulated striae; lateral surface of fifth to seventh sternites smooth, without striae, granules or carinae. Anterior part of fourth sternite clearly narrower than third, deeply concave medially. Transverse ridges between fifth, sixth and seventh sternites obtuse, feebly granulated.

Second abdominal tergite with one row of nine spines on anterior border. Second and third tergites with one main transverse stria, and one to two weak continuous or medially interrupted striae. Fourth tergite with one continuous stria and one additional medially interrupted stria.

Eyes large, maximum corneal diameter more than one third the distance between bases of anterolateral spines.

Basal segment of antennule (distal spines excluded) about one quarter carapace length, elongate, overreaching corneas, with two distal spines, mesial spine shorter than lateral spine; two spines on lateral margin, proximal one short, located at midlength of segment, distal one long, not overreaching distolateral spine.

First segment of antennal peduncle with one strong distal spine on mesial margin, slightly overreaching second segment; second segment with two long distal spines, mesial spine longer than lateral spine, reaching end of penultimate segment, although not overreaching antennal peduncle; penultimate segment unarmed.

Ischium of third maxilliped about 1.5 time length of merus measured along dorsal margin, distoventrally bearing spine. Merus of third maxilliped bearing two well-developed spines on flexor margin, distal smaller; extensor margin unarmed.

Chelipeds subequal, squamous, with numerous

short uniramous setae more dense on mesial borders of articles. Chelipeds of male densely covered with setae. Palm slightly less than twice as long as high and slightly longer than fingers. Merus armed with some spines, longer on distal border, strongest spine on distal border moderately long, not overreaching proximal third of carpus. Carpus with several spines on dorsal side and several spines scattered on mesial and ventral sides. Palm with several spines scattered on mesial and dorsal sides and one row of dorsolateral spines, continuing along fixed finger. Fingers distally curving and crossing, ending in a sharp point; movable finger with several spines along mesial border, one spine near tip; fixed with one additional spine near tip; cutting edges with small teeth of different sizes.

Second pereiopod twice carapace length; merus as long as carapace, about seven times as long as high, four times carpus length and 1.7 time as long as propodus; propodus five times as long as high, about 1.4 time dactylus length. Merus with ten to eleven spines on dorsal border, increasing in size distally, ventral margin with one long distal spine, one additional spine, and three projecting scales on distal half. Carpus with three dorsal spines and one distoventral spine. Propodus with six to eight movable ventral spines. Dactylus long and slender, with dorsal margin slightly convex on proximal half, slightly curving distally, with six movable spinules along ventral margin, distal part unarmed. Third pereiopod similar to second; fourth pereiopod shorter than second and third. Merus of fourth pereiopod half length of second pereiopod. Epipods absent from all pereiopods.

Remarks

The new species resembles *M. microps* Alcock, 1894, from the Indian and Western Pacific waters (Alcock 1894; Baba 1988, 1994; Macpherson 1994), *M. remota* Baba, 1989 from Madagascar, *M. rubiesi* Macpherson, 1991 from the Gulf of Aden and *M. africana* Doflein & Balss, 1913 from Somalia (Macpherson 1991) in having five spines on the lateral margins of carapace behind cervical groove, eyes moderately large, the second abdominal segment armed with spines along the anterior ridge, the lateral parts of the posterior thoracic sternites without granules, rostrum spiniform and the distolateral spine of the basal antennular segment longer than the distomesial.

M. microps and *M. remota* can be distinguished from *M. dissita* by several aspects:

– The secondary striae are clearly more numerous in the new species than in *M. microps* and *M. remota*.

– The anterior part of the fourth thoracic sternite is clearly narrower than the third and deeply concave medially in the new species, whereas this concavity is practically absent in *M. microps* and *M. remota*.

– The corneae are larger in *M. dissita* than in *M. microps* and *M. remota*.

– The distomesial spine of the basal segment of the antennal peduncle overreaches the second segment in *M. dissita*, whereas this spine clearly not overreach the end of the second segment in *M. microps* and *M. remota*.

– The fingers of the chelipeds have spines along external borders in *M. dissita*, whereas in *M. microps* and *M. remota* the fingers are unarmed or only have one spine in the proximal half of the fixed finger, in addition to the distal spines.

M. dissita can be distinguished from *M. rubiesi* by the following aspects:

– The secondary striae are clearly more numerous in the new species than in *M. rubiesi*.

– The chelipeds are more slender in *M. rubiesi* than in *M. dissita*. Furthermore, the fingers of the chelipeds have spines along external borders in *M. dissita*, whereas *M. rubiesi* has only one median spine on the lateral border of the fixed finger, in addition to distal spines.

– The dactylus of the walking legs is clearly longer and more curved in *M. rubiesi* than in *M. dissita*, having clearly more movable spinules along ventral margin in *M. rubiesi* than in the new species.

M. dissita can be distinguished from *M. africana* by the following characters:

–The front margins of the carapace are distinctly oblique in *M. africana*. In the new species the margins are transverse.

– The secondary striae are clearly more numerous in the new species than in *M. africana*.

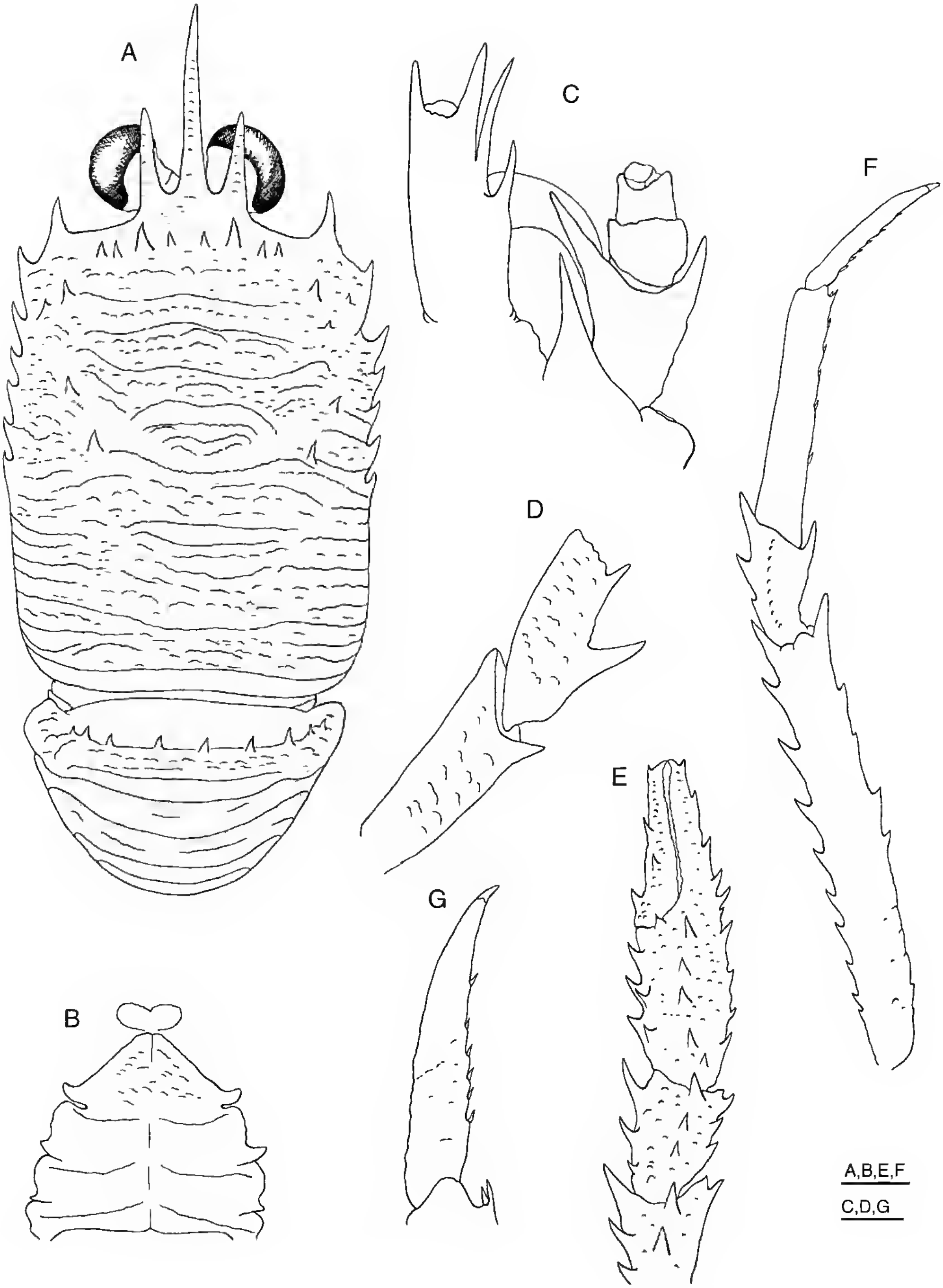


FIG. 2. — *Munida dissita* n. sp., A-D, F-G, holotype, ♂ 26.5 mm, E, paratype, ♀ 16.4 mm, setae of carapace, abdomen and pereiopods not illustrated; **A**, carapace and abdomen, dorsal view; **B**, sternal plastron; **C**, ventral view of cephalic region, showing antennular and antennal peduncles; **D**, right third maxilliped, lateral view; **E**, right cheliped, dorsal view of the palm and fingers; **F**, right first walking leg, lateral view; **G**, dactylus of right first walking leg, lateral view. Scale bars: A, B, E, F, 5 mm; C, D, G, 2 mm.

– The chelipeds and walking legs are more slender in *M. africana*.

Munida nesiotes n. sp.
(Fig. 3)

MATERIAL EXAMINED. — CEPROS, stn 22, 4°46.5'S, 56°38.4'E, 200 m, 23.X.1987, 1 holotype ov. ♀ 17.0 mm.

ETYMOLOGY. — From the Greek, *nesos*, insular, island, in reference to the type locality.

DISTRIBUTION. — Seychelles Islands, 200 m.

DESCRIPTION

Carapace slightly longer than wide. Transverse ridges mostly interrupted, with dense short, not iridescent setae and few long iridiscent setae. Main transverse striae on posterior part of carapace interrupted in cardiac region. Some small scales between main striae. Intestinal region with several scales. Gastric region with a row of five pairs of epigastric spines, pair just behind supraocular spines being the largest. One parahepatic, one branchial anterior and one postcervical spine on each side.

Frontal margins slightly oblique. Lateral margins feebly convex. Anterolateral spine well-developed, situated at anterolateral angle, slightly overreaching level of sinus between rostrum and supraocular spines. Second marginal spine before cervical groove two to three times smaller than preceding one. Branchial margins with four spines decreasing in size posteriorly.

Rostrum spiniform, half as long as remaining carapace, slightly sinuous and horizontal. Supraocular spines reaching midlength of rostrum and end of corneas, nearly subparallel, upwardly directed.

Fourth thoracic sternite with some short granulated striae; lateral surface of fifth to seventh sternites smooth, without scales, granules or carinae. Anterior part of fourth sternite narrower than third. Transverse ridges between fifth, sixth and seventh sternites obtuse, feebly granulated.

Second abdominal tergite with one row of nine spines on anterior border. Second and third tergites with three uninterrupted transverse striae. Fourth abdominal tergite with one main transverse continuous stria and one additional weak stria interrupted medially.

Eyes small, maximum corneal diameter about one fourth the distance between bases of anterolateral spines.

Basal segment of antennule (distal spines excluded) about one quarter carapace length, elongate, overreaching corneas, with two distal spines, mesial spine shorter than lateral spine; two spines on lateral margin, proximal one short, located at midlength of segment, distal one long, not overreaching distolateral spine.

First segment of antennal peduncle with one strong distal spine on mesial margin, overreaching third segment; second segment with two long distal spines, mesial spine longer than lateral spine, clearly overreaching antennal peduncle; penultimate segment unarmed.

Ischium of third maxilliped about 1.5 time length of merus measured along dorsal margin, distoventrally bearing spine. Merus of third maxilliped bearing two well-developed spines on flexor margin, distal smaller; extensor margin unarmed.

Chelipeds subequal, squamous, with numerous short uniramous setae more dense on mesial borders of articles. Palm slightly about two times as long as high and as long as fingers. Merus armed with some spines, strongest spine on distal border moderately long, not overreaching proximal third of carpus. Carpus with several spines on dorsal side and several small spines scattered on mesial and ventral sides. Palm with several spines scattered on mesial and dorsal sides and one row of dorsolateral spines, continued along fixed finger. Fingers distally curving and crossing, ending in a sharp point; movable with one spine near the base and one spine near tip; fixed with one additional spine near tip; cutting edges with small teeth of different sizes.

Second pereiopod slightly less than twice carapace length; merus shorter than carapace length, about five times as long as high, three times carpus length and 1.5 time as long as propodus; propodus five times as long as high, about 1.4 time dactylus length. Merus with 10-11 spines on dorsal border, increasing in size distally, ventral margin with one long distal spine, three additional spines on distal half. Carpus with three dorsal spines and one distoventral spine.

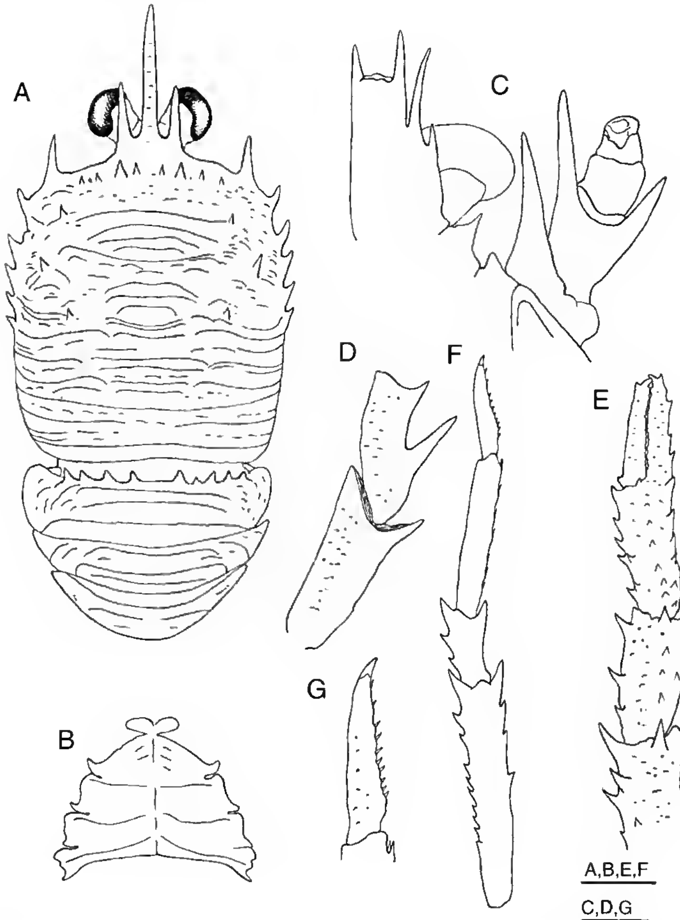


FIG. 3. — *Munida nesiotes* n. sp., holotype, ♂ 17.0 mm, setae of carapace, abdomen and pereiopods not illustrated; **A**, carapace and abdomen, dorsal view; **B**, sternal plastron; **C**, ventral view of cephalic region, showing antennular and antennal peduncles; **D**, right third maxilliped, lateral view; **E**, right cheliped, dorsal view of the palm and fingers; **F**, right first walking leg, lateral view; **G**, dactylus of right first walking leg, lateral view. Scale bars: A, B, E, F, 5 mm; C, D, G, 2 mm.

Propodus with seven movable ventral spines. Dactylus with dorsal margin slightly convex on proximal half, slightly curving distally, with ten movable spinules along ventral margin. Third pereiopod similar to second; fourth pereiopod shorter than second and third. Merus of fourth pereiopod two thirds length of second pereiopod. Epipods absent from all pereiopods.

REMARKS

The new species belongs to the group of species having four spines on the lateral margins of the carapace behind cervical groove, the second abdominal segment armed with spines along the anterior ridge, the lateral parts of the posterior thoracic sternites without granules or carinae, the distolateral spine of the basal antennular segment longer than the distomesial and the dactylus of the walking legs with movable spinules along the entire ventral border. The closest species is *Munida erato* Macpherson, 1994, from New Caledonia and Chesterfield Islands (Macpherson 1994). However, both species are easily distinguishable by the length of the basal antennular

segment, clearly longer in *M. erato* than in the new species. Furthermore, the propodus of the second pereiopod is clearly less than two times the length of the dactylus, whereas in *M. erato* the ratio is two times.

Acknowledgements
I thank Alain Crosnier for bringing these species to my attention and for making study material available to me. The species were illustrated by J. Macpherson.

REFERENCES

Alcock A. 1894. — Natural History notes from H. M. Indian Marine Survey Steamer "Investigator", commander R. F. Hoskyn, R. N., commanding. Series II, No. 1. On the results of deep-sea dredging during the season 1890-91 (continued). *Annals and Magazine of Natural History* 13 (6): 321-334.

Baba K. 1974. — *Munida brucei* sp. nov., a new galatheid (Decapoda, Anomura) from the East Coast of Africa. *Annotationes Zoologicae Japonenses* 47: 55-60.

Baba K. 1988. — Chirostylid and Galatheid Crustaceans (Decapoda: Anomura) of the "Albatross" Philippine Expedition, 1907-1910. *Researches in Crustacea*, Special Number 2 : v + 203 p.

Baba K. 1989. — Chirostylid and Galatheid Crustaceans of Madagascar (Decapoda, Anomura). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, section A, 11 (4) : 921-975.

Baba K. & Saint-Laurent M. de 1996. — Crustacea Decapoda : Revision of the genus *Bathymunida* Balss, 1914, and description of six new related genera (Galatheidae), *in* Crosnier A. (ed.), Résultats des Campagnes MUSORSTOM, Volume 15, *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 168 : 433-502.

Bruce A. J. 1976. — A Report on some pontoniinid shrimps collected from the Seychelles Islands by the R/V *Manihine*, 1972, with a review of the Seychelles pontoniinid shrimp fauna. *Zoological Journal of the Linnean Society* 59: 89-153.

Bruce A. J. 1984. — Marine caridean shrimps of the Seychelles Islands. *in* Stoddart D. R. (ed.), Biogeography and ecology of the Seychelles Islands, *Monographiae Biologicae* 55: 141-169.

Fransen C. H. J. M. 1994. — Marine palaemonoid shrimps of the Netherlands Seychelles Expedition 1992-1993, *in* Land J. van der (ed.), Results of the "Oceanic Reefs" Expedition to the Seychelles (1992-1993), Volume 1, *Zoologische Verhandelingen* 297: 85-152.

Galil B. S. 1999. — A New species of the genus *Munida* Leach, 1819 (Decapoda, Galatheidae) from Mauritius. *Crustaceana* 72: 59-62.

Haig J. 1984. — Land and freshwater crabs of the Seychelles and neighbouring islands, *in* Stoddart D. R. (ed.), Biogeography and ecology of the Seychelles Islands, *Monographiae Biologicae* 55: 123-139.

Intes A. & Bach P. 1989. — *La Campagne CEPROS du N.O.* Alis *sur les environs du plateau seychellois*. ORSTOM & Seychelles Fishing Authority, 119 p.

Macpherson E. 1991. — A New species of the genus *Munida* Leach, 1819 (Crustacea, Decapoda, Anomura, Galatheidae) from the Western Indian Ocean, with the redescription of *M. africana* Doflein and Balss, 1913. *Scientia Marina* 55: 551-556.

Macpherson E. 1994. — Crustacea Decapoda : Studies on the genus *Munida* Leach, 1820 (Galatheidae) in New Caledonian and adjacents waters with descriptions of 56 new species, *in* Crosnier A. (ed.), Résultats des Campagnes MUSORSTOM, Volume 12, *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 161 : 421-569.

Macpherson E. & Baba K. 1993. — Crustacea Decapoda : *Munida japonica* Stimpson, 1858, and related species (Galatheidae), *in* Crosnier A. (ed.), Résultats des Campagnes MUSORSTOM, Volume 10, *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 156 : 381-420.

Macpherson E. & Saint Laurent M. de 1991. — Galatheid crustaceans of the genus *Munida* from French Polynesia. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, section A, 13 (3-4) : 373-422.

Serène R. 1984. — Crustacés Décapodes Brachyoures de l'océan Indien occidental et de la mer Rouge, Xanthoidea: Xanthidae et Trapeziidae. Avec un addendum par A. Crosnier : Carpiliidae et Menippidae. *Faune Tropicale* 24 : 1-400, pls 1-48.

Tirmizi N. M. 1966. — Crustacea: Galatheidae. *Scientific Reports of the John Murray Expedition* 11 : 167-234.

Tirmizi N. M. & Javed W. 1976. — A New species of *Munida* from the Indian Ocean with a redescription of a syntype of *Munida spinulifera* Miers, 1884 (Decapoda, Galatheidea). *Crustaceana* 31: 81-89.

Tirmizi N. M. & Javaid W. 1992. — Two new species of *Munida* Leach, 1820 (Decapoda, Anomura, Galatheidae) from the Indian Ocean. *Crustaceana* 62: 312-318.

Türkay M. 1986. — Crustacea Decapoda Reptantia der Tiefsee des Roten Meeres. *Senckenbergiana maritima* 18: 123–185.

Zariquey-Alvarez R. 1952. — Estudio de las especies europeas del gen. *Munida* Leach 1818. *Eos* 28: 143-231.

Submitted on 9 December 1998;
accepted on 3 March 1999.

Three new species of freshwater crabs from northern Laos, with a note on *Potamiscus* (*Ranguna*) *pealianoides* Bott, 1966 (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Potamidae)

Darren C. J. YEO
Department of Biological Sciences, Faculty of Science, the National University of Singapore,
10 Kent Ridge Crescent, Singapore 119260 (Singapore)
scip6086@leonis.nus.edu.sg

Phaibul NAIYANETR
Department of Biology, Faculty of Science, Chulalongkorn University, Bangkok 10330 (Thailand)

Yeo D. C. J. & Naiyanetr P. 1999. — Three new species of freshwater crabs from northern Laos, with a note on *Potamiscus (Ranguna) pealianoides* Bott, 1966 (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Potamidae). *Zoosystema* 21 (3) : 483-494.

ABSTRACT
Three new species of potamid crabs are described from northern Laos, viz., *Potamon lao* n. sp., *Dromothelphusa prabang* n. sp. and *Thaipotamon kittikooni* n. sp. *Potamon lao* n. sp. is characterized by its squarish carapace, third maxilliped with an elongate rectangular ischium and a short but distinct flagellum on the exopod, and its stout male first pleopod (G1) with a weak dorsal flap on the terminal segment. The key distinguishing features of *Dromothelphusa prabang* n. sp. are its low epibranchial tooth, broadly triangular external orbital angle and stout G1 terminal segment. *Thaipotamon kittikooni* n. sp. is readily distinguished from its congeners by its sharp, distinctly cristate anterolateral carapace margins and by the densely setose outer margin of the third maxilliped exopod. *Potamon lao* n. sp. and *Dromothelphusa prabang* n. sp. are close to *Potamiscus (Ranguna) pealianoides* Bott, 1966, which is here transferred to the genus *Dromothelphusa* Naiyanetr, 1992.

KEY WORDS
Crustacea,
Brachyura,
Potamidae,
systematics,
new species,
Laos.

RÉSUMÉ

Trois nouvelles espèces de crabes d'eau douce du nord Laos, avec une annotation sur Potamiscus (Ranguna) pealianoides *Bott, 1966 (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Potamidae).*

Trois espèces nouvelles de crabes Potamidae sont décrires du nord Laos, *Potamon lao* n. sp. , *Dromothelphusa prabang* n. sp. et *Thaipotamon kittikooni* n. sp. *Potamon lao* n. sp. est caractérisée par sa carapace presque carrée, son troisième maxillipède avec un ischion allongé et rectangulaire et un flagelle court mais distinct sur l'exopodite et son premier pléopode mâle trapu (G1) avec un lobe dorsal peu marqué sur le segment terminal. Les caractères distinctifs de *Dromothelphusa prabang* n. sp. sont la dent épibranchiale basse, l'angle orbito-externe largement triangulaire et le segment terminal de G1, fort. *Thaipotamon kittikooni* n. sp. se distingue facilement de ses congénères par les bords antéro-latéraux aigus et distinctement cristiformes de la carapace et par le bord externe de l'exopodite du troisième maxillipède densément sétifère. *Potamon lao* n. sp. et *Dromothelphusa prabang* n. sp. sont proches de *Potamiscus (Ranguna) pealianoides* Bott, 1966, qui est ici transféré dans le genre *Dromothelphusa* Naiyanetr, 1992.

MOTS CLÉS
Crustacea,
Brachyura,
Potamidae,
systématique,
nouvelles espèces,
Laos.

INTRODUCTION

Specimens of potamid crabs in the second author's collection from the northern Laotian provinces of Xieng Khuang and Luang Prabang, were recently examined as part of an ongoing revision of the Indochinese freshwater crabs. They consist of three undescribed species from three genera, viz., *Potamon*, *Dromothelphusa* and *Thaipotamon*. None of these are conspecific with the 11 species of potamid crabs in four genera which have so far been reported from modern Laos and eastern Thailand (previously Laos, Siam) (Rathbun 1904; Bott 1970; Ng & Naiyanetr 1995; Ng 1996), and can be separated from them by differences in carapaces, male abdomens and gonopods. *Potamon lao* n. sp. and *Dromothelphusa prabang* n. sp. closely resemble *Potamiscus (Ranguna) pealianoides* Bott, 1966, a species whose generic placement is unclear. The present paper serves to clarify the generic placement of *P. (R.) pealianoides* as well as to describe the three new species.

The following abbreviations are used: G1 for male first pleopod, G2 for male second pleopod. Measurements are of carapace width and length respectively. Terminology used essentially follows Ng (1988). All measurements are in millimetres. Specimens are deposited in the Zoological Reference Collection (ZRC) of the Raffles Museum, National University of Singapore; the Chulalongkorn University Natural History Museum (CUMZ), Bangkok, Thailand; Nationaal Natuurhistorische Museum [formerly Rijksmuseum van Natuurlijke Histoire (RMNH)], Leiden, The Netherlands; Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), Paris, France; Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft (SMF), Frankfurt, Germany; and Zoologisk Museum (ZMUC), Copenhagen, Denmark.

SYSTEMATICS

Family POTAMIDAE Ortmann, 1896

Potamon lao n. sp.
(Figs 1; 2)

MATERIAL EXAMINED. — **Northern Laos.** Ban Xieng Dad, Muang Phu Kut (Muang Sui), Xieng Khuang Province, V.1995, coll. Viroj Kittikoon, holotype, ♂ 46.4 by 38.3 mm (ZRC 1998.20). — Same data as holotype, 1 ♀ 44.6 by 36.4 mm (paratype ZRC 1998.21).



FIG. 1. — *Potamon lao* n. sp. Holotype, ♂ 46.4 by 38.3 mm (ZRC 1998.20), Ban Xieng Dad, Muang Phu Kut (Muang Sui), Xieng Khuang Province, northern Laos; **A**, dorsal view; **B**, frontal view. Scale bars: A, 15.0 mm; B, 7.0 mm.

ETYMOLOGY. — The species is named after the people of Laos, known as "Lao". Used as a noun in apposition.

DIAGNOSIS

Carapace broader than long, high, dorsal surface relatively flat, glabrous. Epigastric cristae distinct, not sharp, rugose; postorbital cristae not sharp, weakly rugose, breaking up into strong granules just before epibranchial tooth; regions behind epigastric and postorbital cristae faintly rugose. External orbital angle acutely triangular, outer margin slightly convex; epibranchial tooth trian-

gular, low; anterolateral margin convex, distinctly serrated, strongly cristate; posterolateral margins not strongly convergent posteriorly; branchial region distinctly rugose. Ischium of third maxilliped elongate rectangular; exopod extending beyond distal margin of ischium and with very short but distinct flagellum, less than half merus width. Ambulatory legs long, with long, very slender dactyli. Suture between thoracic sternites three and four not visible. Male abdomen narrowly triangular; telson triangular, with slightly concave lateral margins. G1 terminal segment obliquely bent about 45 degrees, about 0.3 time length of subterminal segment, broad, about 3.1 times longer than broad, with low, weak but distinct dorsal flap, slightly curved at tip, with ventral distal opening; subterminal segment gently sinuous, without neck-like distal part, inner margin gently concave, outer margin without sub-distal cleft. G2 with distal segment greater than half length of basal segment.

REMARKS

Potamon lao n. sp. fits into Alcock's (1910) definition of the genus *Potamon* by virtue of its very short but distinct flagellum on the third maxilliped exopod. The emphasis of a single character in this case to assign a species to a genus is purely a stop-gap measure as the genus *Potamon* is known to be heterogeneous but has yet to be revised (see Naiyanetr & Ng 1990; Ng & Naiyanetr 1993).

Potamon lao might be confused with *Dromothelphusa* species [Thailand, Vietnam] or crabs of the genus *Terrapotamon* Ng, 1986 [Thailand], due to their similar carapace physiognomy and long, slender dactyli of the walking (ambulatory) legs. However, *P. lao* is excluded from both genera because its third maxilliped ischium is elongate rectangular in shape (versus ischium broadly rectangular to squarish) (Fig. 2A; cf. Ng 1988: fig. 37C; Ng & Naiyanetr 1993: fig. 49A, 1998: fig. 1C; Naiyanetr 1997: fig. 1D). In addition, *P. lao* does not have the diagnostic characters of the genus *Dromothelphusa* in that its G1 has a stout terminal segment that is straight for most of its length but very gently curved outwards distally (versus slender terminal segment that is distinctly curved outwards); the dorsal flap on the terminal segment is very low and hardly visible (versus dorsal flap on terminal segment distinct); and the subterminal segment is not distinctly narrowed distally (versus subterminal segment distinctly narrowed distally) (Fig. 2B-C, E-F; cf. Bott & Türkay 1977: fig. 1; Ng & Naiyanetr 1993: fig. 49; Naiyanetr 1994: figs 1D-E, 2D-E, 1997: fig. 1E). *Potamon lao* also differs further from *Terrapotamon* species in its third maxilliped exopod possessing a short but distinct flagellum (versus third maxilliped exopod lacking a flagellum); its G1 lacking any swelling on the outer margin at the terminal-subterminal segment junction; and the G1 terminal segment possessing a very low dorsal fold (versus G1 terminal segment completely lacking a dorsal fold) (Fig. 2A; cf. Ng 1986: fig. 2A-C, 1988: fig. 37C-F; Ng & Naiyanetr 1998: fig. 1C, F-I).

Potamon lao most closely resembles *Dromothelphusa pealianoides* (Bott, 1966). In addition to having similar carapace physiognomy, rugosity, forms of the external orbital angle, epibranchial tooth, anterolateral margin, and also walking legs long with very slender dactyli, the form of the terminal segment of the G1 is similar in both species (Fig. 2C-D; cf. Bott 1966: fig. 16, pl. 17 fig. 3). Despite these similarities, *P. lao* can be differentiated from *D. pealianoides* by the following features: 1) carapace relatively more squarish, about 1.2 time broader than long (versus distinctly more transverse, about 1.4 times broader than long); 2) third maxilliped ischium elongate rectangular in shape (versus broadly rectangular); 3) G1 terminal segment relatively more stout (versus distinctly more slender); and 4) G1 terminal segment with low, very weak dorsal flap (versus distinct, well-developed dorsal flap).

Dromothelphusa pealianoides (Bott, 1966)

Potamiscus (Ranguna) pealianoides Bott, 1966: 482, fig. 16, pl. 17 fig. 3.
Ranguna (Ranguna) pealianoides. – Bott 1970: 165, fig. 5, pl. 47 fig. 32.

MATERIAL EXAMINED. — **Laos.** coll. Neis, no date, holotype, ♂ *c.* 49 by 36 mm (MNHN-B 5268).

REMARKS

There is no need for a redescription of this spe-

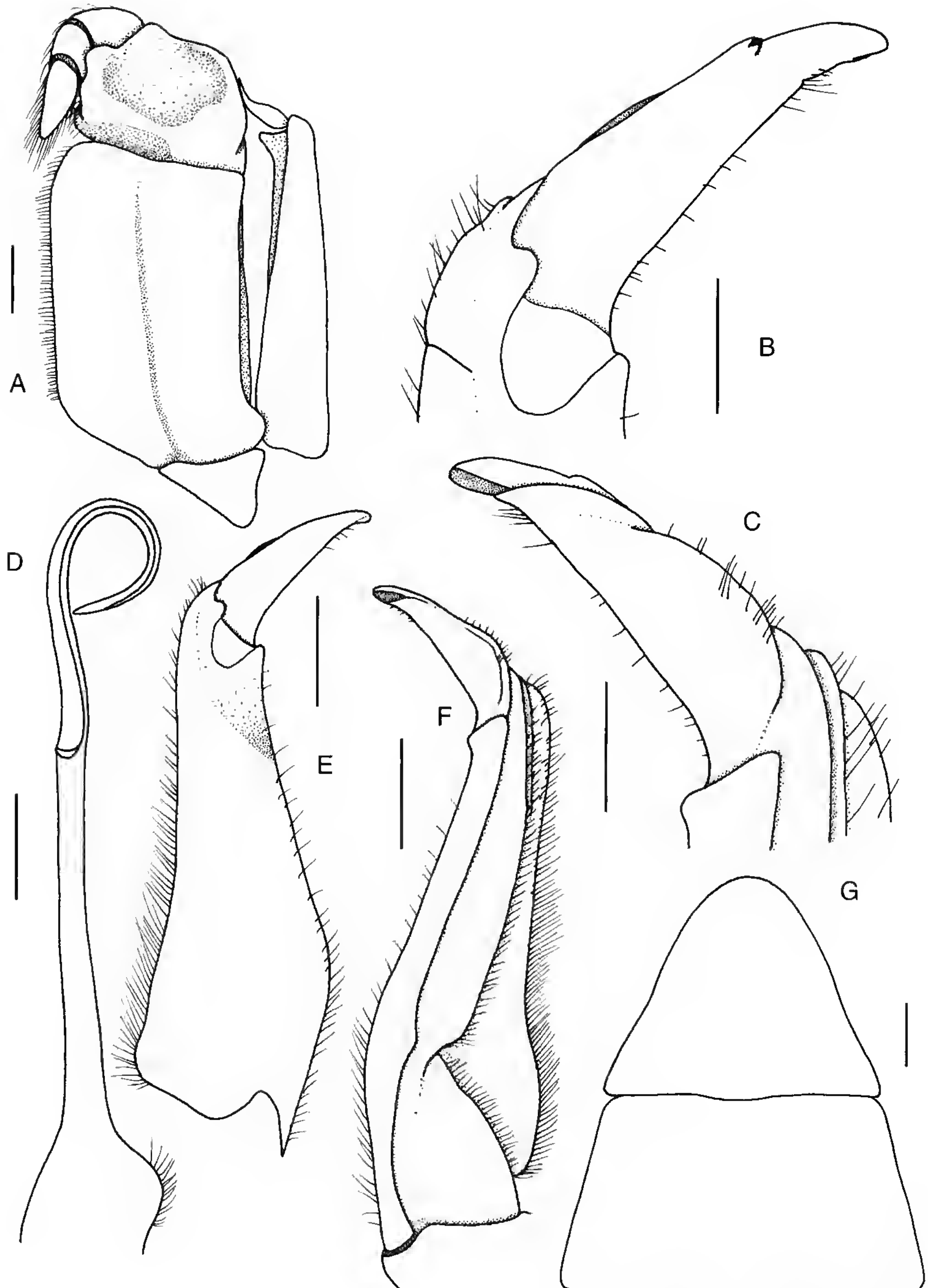


FIG. 2. — *Potamon lao* n. sp. Holotype, ♂ 46.4 by 38.3 mm (ZRC 1998.20), Ban Xieng Dad, Muang Phu Kut (Muang Sui), Xieng Khuang Province, northern Laos; **A**, left third maxilliped; **B**, dorsal view of terminal segment of right G1; **C**, ventral view of terminal segment of right G1; **D**, right G2; **E**, dorsal view of right G1; **F**, ventral view of right G1; **G**, telson and sixth segment of male abdomen. Scale bars: A, D-G, 2.0 mm; B, C, 1.0 mm.

cies as which was described relatively recently by Bott (1966).. Bott (1966) had described *Potamiscus (Ranguna) pealianoides* from a male specimen collected by Neis from Laos and identified as "*Potamon pealianum*" [not Wood-Mason, 1871] by Rathbun (1904). This specimen is quoted by Bott (1966) in his publication as MPa 1895-84 which corresponds to the date of the entry (1895) in the Reference Collection of the Museum. It is now catalogued as MNHN-B 5268 (Danièle Guinot, *in litt.*) and represents the holotype of *Potamiscus (Ranguna) pealianoides*. We have examined this holotype (*c.* 49 by 36 mm) and determined that the species must now be transferred to the genus *Dromothelphusa* Naiyanetr, 1992.

Dromothelphusa is a newer name for part of the species formerly placed under *Ranguna* and was redefined by Ng & Naiyanetr (1993). One point bears mention. Although Ng & Naiyanetr (1993: 21) wrote that members of the genus had "...relatively short ambulatory dactyli", this is a typographical error and it should have read "relatively long ambulatory dactyli" instead (P. Ng, pers. comm.). We have examined specimens of the known *Dromothelphusa* species and can confirm that relatively long dactyli of the walking legs are present in all of them. *Potamiscus (Ranguna) pealianoides* possesses the typical diagnostic characters of *Dromothelphusa* mentioned by Ng & Naiyanetr (1993), including a high, relatively domed carapace, almost confluent epigastric and postorbital cristae, a triangular external orbital angle, walking legs with relatively long dactyli, a telson with slightly concave lateral margins and a dorsal fold on the G1. The species also has other features characteristic of most or all *Dromothelphusa* members, such as the third maxilliped having a broadly rectangular ischium, an exopod with a very short, almost vestigial flagellum, and a G1 with distally slender subterminal segment and slender, tapering terminal segment, curving outwards.

Dromothelphusa prabang n. sp.
(Figs 3; 4)

MATERIAL EXAMINED. — **Northern Laos.** Local market, Luang Prabang Province, coll. P. Naiyanetr, XII.1995, holotype, ♂ 41.4 by 32.9 mm (ZRC 1998.795). — Same data as holotype, 2 ♂♂ larger 50.3 by 38.2 mm (paratypes ZRC 1998.796-797). — Same data as holotype, 17 ♂♂, 19 ♀♀ largest 48.3 by 37.3 mm (paratypes CUMZ). — Same data as holotype, 1 ♂ 42.1 by 32.7 mm, 1 ♀ (paratypes RMNH). — Same data as holotype, 1 ♂ 44.2 by 34.0 mm, 1 ♀ (paratypes MNHN). — Same data as holotype, 1 ♂, 1 ♀ 43.1 by 32.6 mm (paratypes SMF). — Same data as holotype, 1 ♂ 36.2 by 28.0 mm, 1 ♀ (paratypes ZMUC).

ETYMOLOGY. — The species is named after the city and province of Luang Prabang, "Prabang" being the actual name of the city, while "Luang" alludes to capital. Used as noun in apposition.

DIAGNOSIS

Carapace broader than long, high, dorsal surface distinctly convex longitudinally, gently convex laterally, glabrous. Epigastric cristae distinct, not sharp, rugose, slightly anterior to postorbital cristae, separated from postorbital cristae by short, weak groove; postorbital cristae not sharp, weakly rugose, breaking up into granules just before epibranchial tooth; regions behind epigastric and postorbital cristae very faintly rugose. External orbital angle triangular, outer margin straight to gently convex; epibranchial tooth acute, low; anterolateral margin convex, serrated, distinctly cristate; posterolateral margins convergent posteriorly; branchial region distinctly granulose. Ischium of third maxilliped broadly rectangular; exopod extending beyond distal margin of ischium, with very short but well-developed flagellum, less than half merus width. Ambulatory legs long, with long, very slender dactyli. Suture between thoracic sternites 3 and 4 barely discernible. Male abdomen triangular; telson triangular, with distinctly concave lateral margins, tip rounded. G1 terminal segment about 0.4 time length of subterminal segment, about 3.3 times longer than broad, bent slightly outwards, curved medially with distal part almost perpendicular to longitudinal axis, with very low, broad dorsal fold in proximal half, tip straight, with ventral distal opening; subterminal segment broad, narrowing distally into neck-like portion, outer margin with shallow, broad subdistal cleft. G2 with distal segment greater than half length of basal segment.



FIG. 3. — *Dromothelphusa prabang* n. sp. Holotype, ♂ 41.4 by 32.9 mm (ZRC 1998.795), local market, Luang Prabang Province, northern Laos; **A**, dorsal view; **B**, frontal view. Scale bars: A, 20.0 mm; B, 7.0 mm.

REMARKS

In the majority of the specimens of *Dromothelphusa prabang*, the third maxilliped exopod has a very short but distinct flagellum (Fig. 4B, C, E). However, in the holotype (ZRC 1998.795), as well as in a few other specimens, the third maxilliped flagellum appears to be even shorter to almost vestigial, due to breakage (Fig. 4A, D).

Dromothelphusa prabang n. sp. appears morphologically closest to *D. pealianoides* (Bott, 1966) [Laos]. *Dromothelphusa prabang*, however, can be differentiated from *D. pealianoides* by the following characters: 1) low, small epibranchial tooth

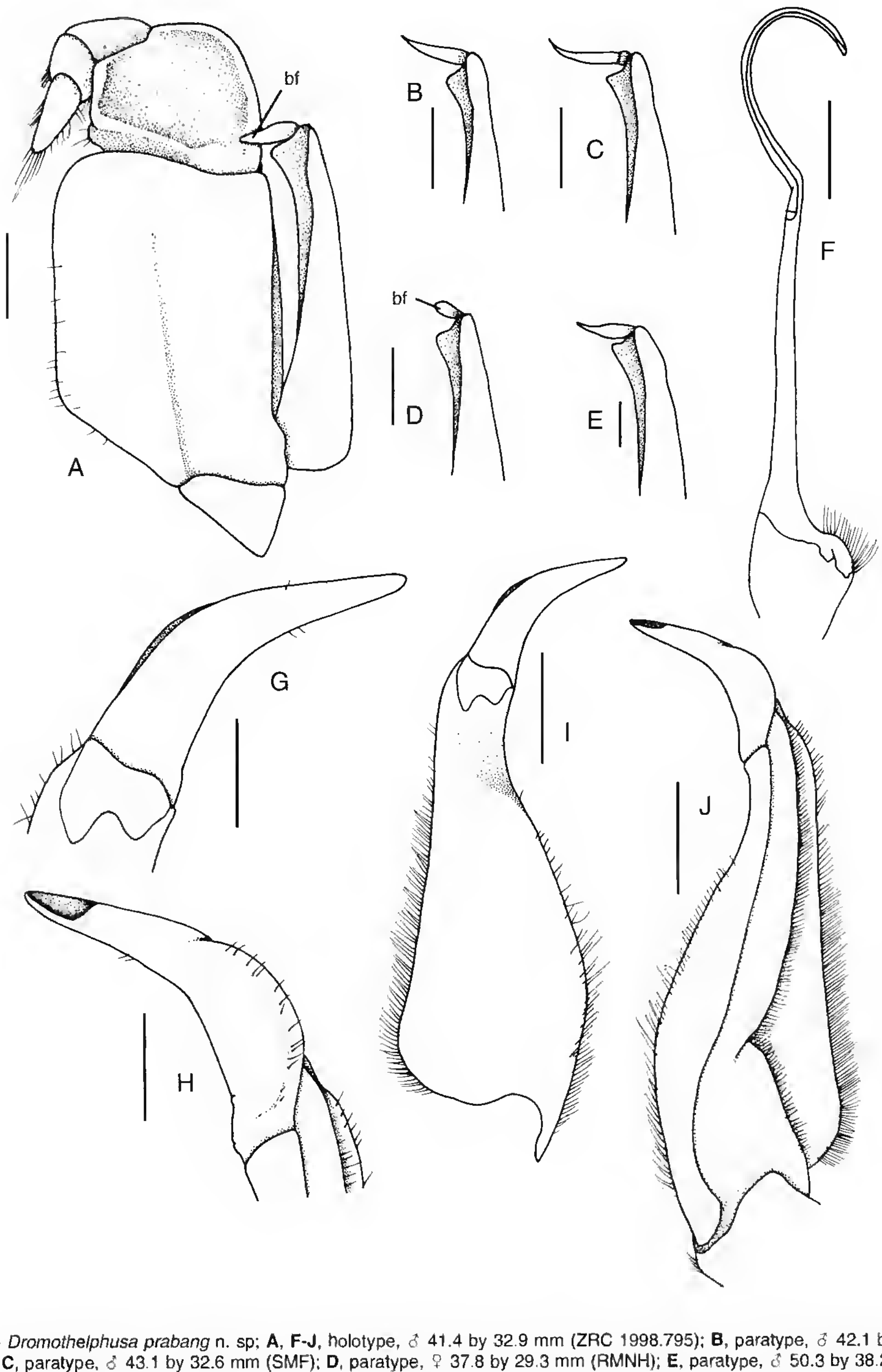


FIG. 4. — *Dromothelphusa prabang* n. sp; **A**, **F-J**, holotype, ♂ 41.4 by 32.9 mm (ZRC 1998.795); **B**, paratype, ♂ 42.1 by 32.7 mm (RMNH); **C**, paratype, ♂ 43.1 by 32.6 mm (SMF); **D**, paratype, ♀ 37.8 by 29.3 mm (RMNH); **E**, paratype, ♂ 50.3 by 38.2 mm (ZRC 1998.796); all from local market, Luang Prabang Province, northern Laos; **A**, left third maxilliped; **B-E**, exopod flagellum of left third maxilliped; **F**, right G2; **G**, dorsal view of terminal segment of right G1; **H**, ventral view of terminal segment ot right G1; **I**, dorsal view of right G1; **J**, ventral view of right G1; **bf**, broken flagellum. Scale bars: A-F, I, J 2.0 mm; G, H, 1.0 mm.

separated from external orbital angle by weak cleft (versus well-developed epibranchial tooth separated from external orbital angle by strong cleft); 2) anterolateral margins very weakly serrated (versus distinctly serrated); 3) external orbital angle comparatively more broadly triangular (versus acutely triangular); 4) G1 subterminal segment broad (versus relatively slender); and 5) G1 terminal segment relatively stout, with very low, weak, barely visible dorsal fold (versus relatively more slender, with high, well-developed, distinct dorsal fold) (Figs 3; 4; cf. Bott 1966: fig. 16, pl. 17; fig. 3). *Dromothelphusa prabang* might also be confused with the *Dromothelphusa* species from Thailand, viz., *D. phrae* (Naiyanetr, 1984), *D. namuan* Naiyanetr, 1994, *D. nayung* Naiyanetr, 1994, and *D. sangwan* Naiyanetr, 1997. Externally, however, the low epibranchial tooth of *D. prabang* immediately distinguishes it from the Thai species which have relatively higher, better developed epibranchial teeth that, like in *D. peatianoides*, are also separated from the external orbital angles by strong clefts. In the G1, the low, barely visible dorsal flap of the terminal segment of *D. prabang* separates it from *D. phrae*, *D. namuan* and *D. nayung*, all of which have relatively higher, more distinct dorsal flaps. *Dromothelphusa sangwan* is the only other member of the genus which has a relatively low dorsal flap of the G1 terminal segment. However, the dorsal flap of *D. sangwan* is still distinctly higher than that of *D. prabang*. In addition, the terminal segment of *D. sangwan* is also less strongly bent than that of *D. prabang*.

Thaipotamon kittikooni n. sp.
(Figs 5; 6)

MATERIAL EXAMINED. — **Northern Laos**, Ban Xieng Dad, Muang Phu Kut (Muang Sui), Xieng Khuang Province, coll. Viroj Kittikoon, V.1995, holotype, ♀ 25.9 by 20.8 mm (ZRC 1998.22).

ETYMOLOGY. — This species is named after its collector, Associate Professor Dr Viroj Kittikoon.

DIAGNOSIS

Carapace slightly broader than long, very high, dorsal surface strongly convex longitudinally, gently convex laterally, glabrous. Epigastric and postorbital cristae weak but distinct, not sharp, rounded, former very weakly rugose; regions behind epigastric and postorbital cristae smooth. External orbital angle acutely triangular, outer margin straight; epibranchial tooth rounded, low; anterolateral margin gently convex, sharp, distinctly cristate; posterolateral margins gently converging posteriorly; branchial region with few very faint rugae. Ischium of third maxilliped broadly rectangular; exopod extending to about one third of merus length, densely setose on outer margin, with short but well-developed flagellum, subequal to or less than half merus width. Ambulatory legs slender; meri slender, with lateral margins straight, almost parallel; dactyli long, very slender.

REMARKS

Thaipotamon kittikooni n. sp. differs from all other members of the genus *Thaipotamon* Ng & Naiyanetr, 1993, in the following external asexual characters: 1) carapace slightly swollen laterally (versus strongly swollen laterally); 2) subbranchial regions of carapace almost straight (versus convex); 3) anterolateral margins gently convex, sharp, distinctly cristate (versus convex to strongly convex, rounded, neither sharp nor cristate); 4) posterolateral margins gently converging posteriorly (versus strongly converging); 5) third maxilliped exopod densely setose on outer margin (versus glabrous); and 6) walking legs with meri very slender, with straight, almost parallel lateral margins (versus relatively broader, with gently convex lateral margins). These differences clearly distinguish *T. kittikooni* as a distinct species and, in fact, may warrant the establishment of a separate genus for it, especially in the cristate anterolateral margin and densely setose third maxilliped exopod. However, no male specimens are available and we have, therefore, been unable to characterize the taxonomically important G1s, which is likely to be significantly different from the *Thaipotamon* G1. As such, until a male specimen is obtained and the G1 examined, we prefer to tentatively refer this species to *Thaipotamon* since it does closely resemble the other *Thaipotamon* species in its distinctly curved third maxilliped exopod bearing

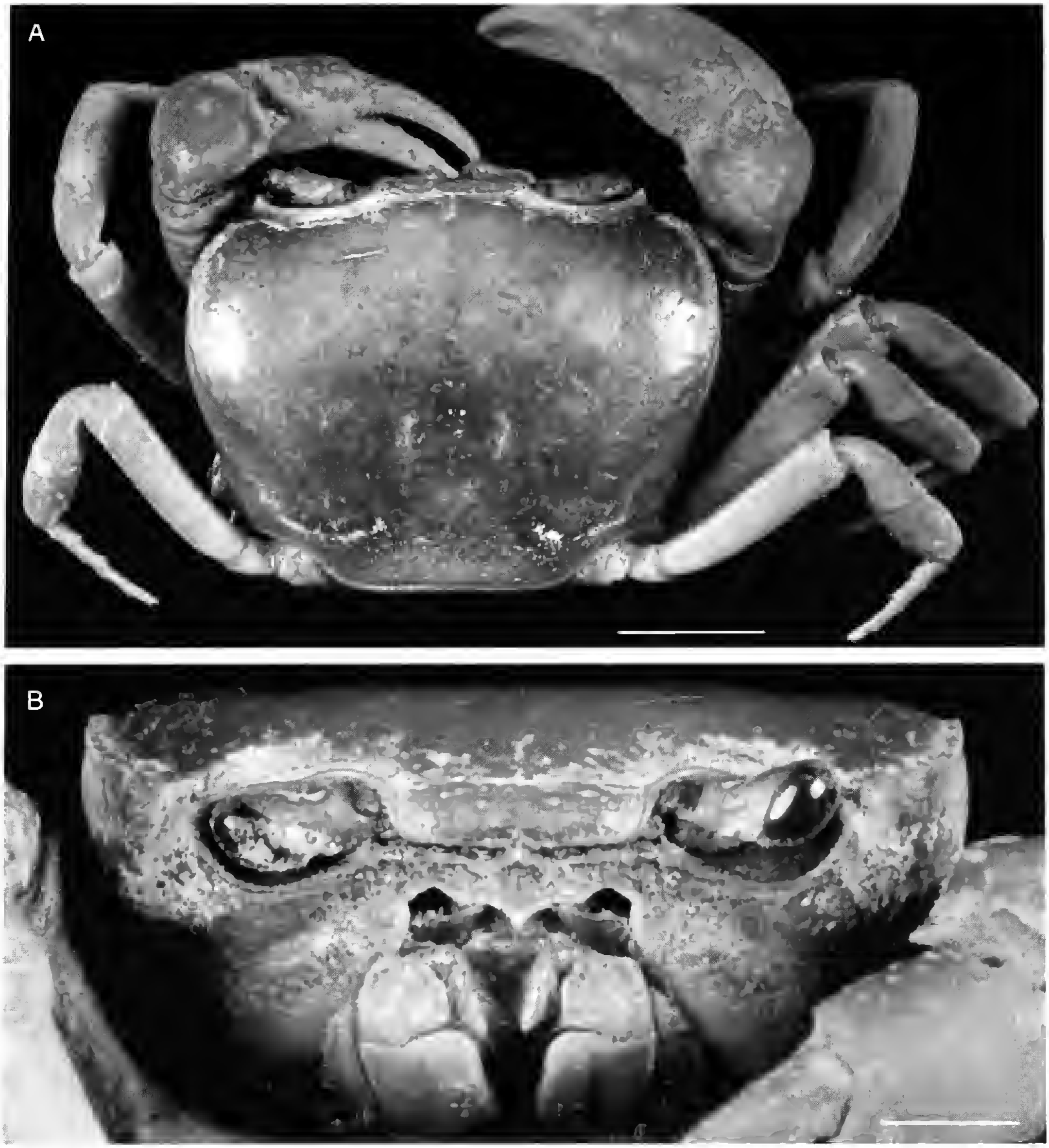


FIG. 5. — *Thaipotamon kittikooni* n. sp. Holotype, ♀ 25.9 by 20.8 mm (ZRC 1998.22), Ban Xieng Dad, Muang Phu Kut (Muang Sui), Xieng Khuang Province, northern Laos; **A**, dorsal view; **B**, frontal view. Scale bars: A, 7.0 mm; B, 4.0 mm.

a short but distinct flagellum, about subequal to half the width of the merus; high, swollen, generally smooth carapace; and walking legs with long dactyli (see Ng & Naiyanetr 1993).

Thaipotamon kittikooni may also be confused with crabs from the terrestrial genus, *Pudaengon* Ng & Naiyanetr, 1995 (type species *Pudaengon mukdahan* Ng & Naiyanetr, 1995). *Thaipotamon kittikooni*, however, can be distinguished from members of the latter by more prominent antero-

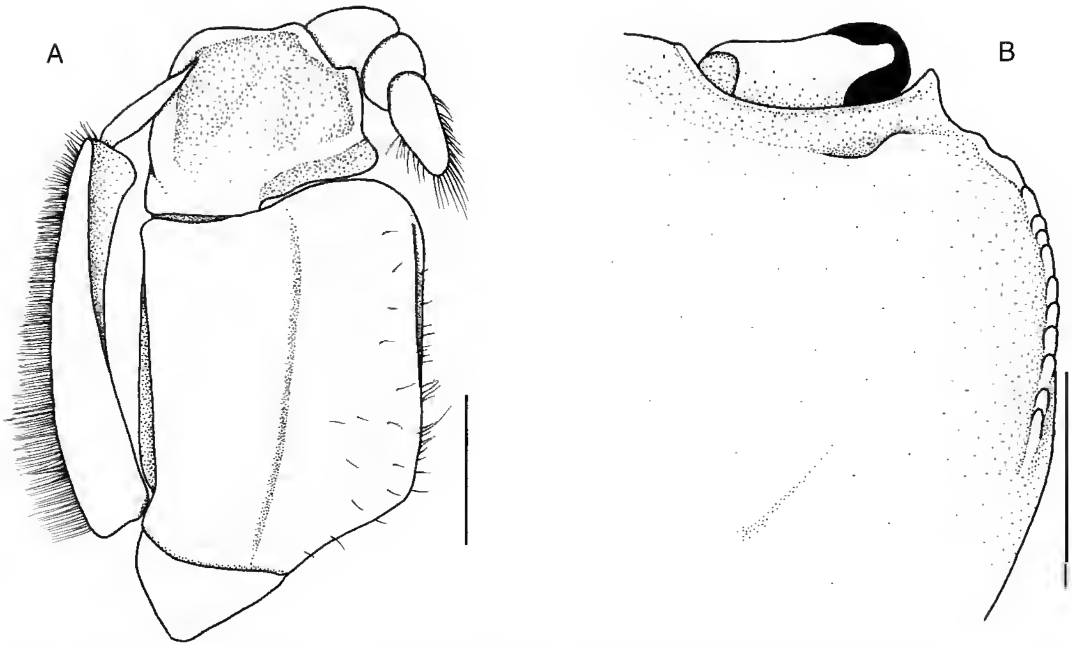


FIG. 6. — *Thaipotamon kittikooni* n. sp. Holotype, ♀ 25.9 by 20.8 mm (ZRC 1998.22), Ban Xieng Dad, Muang Phu Kut (Muang Sui), Xieng Khuang Province, northern Laos; **A**, right third maxilliped; **B**, anterolateral margin of carapace. Scale bars: A, 2.0 mm; B, 5.0 mm.

lateral margin cristae (versus minute cristae); strongly curved and proportionately longer third maxilliped exopod, extending to about one third the length of the merus (versus gently curved and proportionately shorter, subequal to or slightly exceeding distal margin of ischium); presence of a flagellum on the third maxilliped exopod (versus flagellum absent); and the posterolateral margins gently converging posteriorly (versus distinctly converging posteriorly).

Acknowledgments
We are grateful to Associate Professor Dr Viroj Kittikoon (Mahidol University, Thailand) for collecting some of the specimens; Prof. Danièle Guinot (MNHN) for the loan of the holotype of *Potamiscus pealianoides* and for her help in verifying its data; Mrs C. M. Yang (ZRC) for access to material under her care; and Mr H. K. Yip for developing the prints. This study is partially supported by research grant RP950326 to Dr Peter Ng from the National University of Singapore.

REFERENCES

Alcock A. 1910. — *Brachyura I. Fasc. II: The Indian Freshwater Crabs - Potamonidae. Catalogue of the Indian Decapod Crustacea in the collection of the Indian Museum.* Indian Museum, Calcutta, 135 p.

Bott R. 1966. — Potamiden aus Asien (*Potamon* Savigny und *Potamiscus* Alcock) (Crustacea, Decapoda). *Senckenbergiana biologica* 47: 469-509.

Bott R. 1970. — Die Süsswasserkrabben von Europa, Asien, Australien und ihre Stammesgeschichte. Eine Revision der Potamoidea und Parathelphusoidea (Crustacea, Decapoda). *Abhandlungen Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 526, 338 p.

Bott R. & Türkay M. 1977. — Nachtrag zur Revision der Süsswasserkrabben von Europa, Asien und Australien. Die verwandtschaftlichen Beziehungen von *Ranguna longipes* (A. Milne-Edwards 1869) (Crustacea: Decapoda: Potamidae). *Senckenbergiana biologica* 58 (1/2): 93-96.

Naiyanetr P. 1984. — *Ranguna phrae*, a new species of land crab of Thailand. *Seminar on Wildlife of Thailand, Faculty of Forestry, Kasesart University, Bangkok* 5: 231.

Naiyanetr P. 1993. — Two new species of terrestrial crabs of the genus *Potamon* Savigny, 1816 from

Thailand (Decapoda: Potamidae): 44, *in International Senckenberg Symposium*. Abstract volume, Frankfurt am Main, Germany, October 18-22, 1993.

Naiyanetr P. 1992. — *Demanietta sirikit* n. sp., a new freshwater crab from Thailand (Decapoda, Brachyura, Potamidae). *Crustaceana* 62: 113-120.

Naiyanetr P. 1994. — On two species of terrestrial crabs of the genus *Dromothelphusa* Naiyanetr, 1992 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Potamidae) from Thailand. *Raffles Bulletin of Zoology* 42: 689-694.

Naiyanetr P. 1997. — *Dromothelphusa sangwan* n. sp., a new freshwater crab from Thailand (Decapoda, Brachyura, Potamidae). *Crustaceana* 70: 385-393.

Naiyanetr P. & Ng P. K. L. 1990. — Two new species of *Potamon* Savigny, 1816 s. l. from Chiangmai Province, north-western Thailand, with a note on *Potamon* (*Potamon*) *cochinchinense* De Man, 1898 (Crustacea, Decapoda, Brachyura, Potamidae). *Spixiana* 13: 121-130.

Ng P. K. L. 1986. — *Terrapotamon* gen. nov., a new genus of freshwater crabs from Malaysia and Thailand, with description of a new species, *Terrapotamon aipoae* gen., new species (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Potamidae). *Journal of Natural History* 20: 445-451.

Ng P. K. L. 1988. — *The Freshwater Crabs of Peninsular Malaysia and Singapore.* Department of Zoology, National University of Singapore, Shinglee Press, Singapore, 156 p.

Ng P. K. L. 1996. — Establishment of two new genera for *Potamon lacunifer* Rathbun, 1904, and *Potamon laosensis* Rathbun, 1904 (Decapoda, Brachyura, Potamidae) from Laos. *Crustaceana* 69: 898-906.

Ng P. K. L. & Naiyanetr P. 1993. — New and recently described freshwater crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Potamidae, Gecarcinucidae and Parathelphusidae) from Thailand. *Zoologische Verhandelingen* 284: 1-117.

Ng P. K. L. & Naiyanetr P. 1995. — *Pudaengon*, a new genus of terrestrial crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Potamidae) from Thailand and Laos, with descriptions of seven new species. *Raffles Bulletin of Zoology* 43: 355-376.

Ng P. K. L. & Naiyanetr P. 1998. — *Terrapotamon palian* sp. nov., a second member of the terrestrial crab genus *Terrapotamon* (Decapoda, Brachyura, Potamidae) from southern Thailand. *Crustaceana* 71 (5): 487-492.

Ortmann A. 1896. — Das System der Decapoden-Krebse. *Zoologische Jahrbücher* 9: 409-453.

Rathbun M. J. 1904. — Les crabes d'eau douce. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle* (4) 6: 225-312.

Wood-Mason J. 1871. — Contribution to Indian carcinology. *Journal of the Asiatic Society of Bengal* 40 (2): 189-207.

Submitted on 23 August 1998;
accepted on 23 November 1998.

The genus *Paragryllodes* Karny, 1909 in tropical Africa (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae): new taxa and field observations on the habitat of the species

Laure DESUTTER-GRANDCOLAS
UPRES-A 8043 CNRS, Laboratoire d'Entomologie, Muséum national d'Histoire naturelle,
45 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)
desutter@mnhn.fr

Desutter-Grandcolas L. 1999. — The genus *Paragryllodes* Karny, 1909 in tropical Africa (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae): new taxa and field observations on the habitat of the species. *Zoosystema* 21 (3) : 495-524.

ABSTRACT

The African species of the phalangopsid genus *Paragryllodes* are revised on the basis of an important material recently collected in Eastern and Central Africa. The type species of the genus, *P. borgerti* Karny, 1909, is redescribed, together with *P. fuscifrons* Chopard, 1934 and *P. pictus* Chopard, 1958, and 11 new species (*P. bipunctatus* n. sp., *P. centralis* n. sp., *P. deleportei* n. sp., *P. dissimilis* n. sp., *P. kessala* n. sp., *P. longixiphus* n. sp., *P. makandensis* n. sp., *P. makokou* n. sp., *P. minor* n. sp., *P. orensis* n. sp., *P. unicolor* n. sp.) are described. Keys for males and females are given for Eastern African species and for Western and Central African species. Direct observations of the crickets in the field allow to define the life habits of these forest-dwelling species as nocturnal, dendrophilous and cavicolous, hiding during the day in cavities above ground level. Preliminary data on the distribution of *Paragryllodes* in Africa are given.

KEY WORDS
insects,
Orthoptera,
Gryllidea,
rainforest,
Africa,
habitat,
new species.

RÉSUMÉ

Le genre Paragryllodes *Karny, 1909 en Afrique tropicale (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae) : taxa nouveaux et observations sur l'habitat des espèces.*

La révision des espèces africaines du genre *Paragryllodes* (Phalangopsidae) est effectuée sur la base d'un important matériel récemment collecté en Afrique centrale et orientale. L'espèce type du genre, *P. borgerti* Karny, 1909, est redécrite, de même que *P. fuscifrons* Chopard, 1934 et *P. pictus* Chopard, 1958, et 11 espèces nouvelles (*P. bipunctatus* n. sp., *P. centralis* n. sp., *P. deleportei* n. sp., *P. dissimilis* n. sp., *P. kessala* n. sp., *P. longixiphus* n. sp., *P. makandensis* n. sp., *P. makokou* n. sp., *P. minor* n. sp., *P. orensis* n. sp., *P. unicolor* n. sp.) sont décrites. Des clés d'identification sont proposées pour les mâles et pour les femelles, pour les espèces d'Afrique orientale d'une part et pour celles d'Afrique centrale et occidentale d'autre part. L'observation directe des spécimens dans le milieu naturel permet de définir l'habitat de ces espèces forestières: ce sont des espèces nocturnes, dendrophiles et cavicoles, qui se cachent dans des cavités au-dessus du sol pendant le jour. Des données préliminaires sont présentées sur la répartition de *Paragryllodes* en Afrique.

MOTS CLÉS
insectes,
orthoptères,
Gryllidea,
forêt tropicale,
nouvelles espèces.

INTRODUCTION

The Phalangopsidae constitute the most diverse cricket family as far as the number of taxa, the habitat and the communication designs are concerned. To understand the origin and evolution of this diversity, it is necessary to analyse the above features in reference to patterns of relationships (Eldredge & Cracraft 1980; Grandcolas *et al.* 1994). This in turn necessitates first that the phylogenetic systematics of the clade under study is reasonably understood, and second that the states of the characters of interest (here the habitat, the acoustic and associated behaviours) are known, i.e. have been studied in the field and, when necessary, in laboratory. The present knowledge of the phylogeny and life habits of the phalangopsid crickets precludes such historical analysis at a large phylogenetic scale. Studies on well-characterised monophyletic subgroups have been achieved however. They allowed to reconsider the current model of the evolution of acoustic communication in crickets (Alexander 1960, 1962, 1967; Otte 1977; Bailey 1991): basic proposals of the model were then partly invalidated, while the evolution of the acoustic apparatus and repertoire appeared labile and homoplastic (Desutter-Grandcolas 1997a, b). Similarly, the analysis of the habitat showed that this feature is strongly phylogenetically constrained in the groups under study and that its evolutionary changes are determined by its ancestral state (Desutter-Grandcolas 1993, 1994). In the case of troglobitic evolution for example, to be ancestrally cavicolous – straminicolous appeared exaptative to an evolutionary shift toward a subterranean habitat (*sensu* Gould & Vrba 1982). Reversion from a subterranean to an epigean habitat was also put in evidence (Desutter-Grandcolas 1993, 1994). In fact, the use of phylogeny in studies of the evolution toward a troglobitic way of life shows that the traditional theoretical context of cavernicolous evolution (Vandel 1964; Barr 1968; Juberthie 1984; Howarth 1987) is flawed and needs to be built anew on sound, unbiased, hypotheses (Desutter-Grandcolas 1997c).

African Phalangopsidae have never been included up to now in historical analyses: preliminary phylogenetic analyses showed that no evident relationships could be found between them or with other Phalangopsidae (Desutter 1990); also,

their life habits are almost unknown (Chopard 1969, but see Desutter-Grandcolas 1998a). A preliminary step is then to redefine these taxa together with their biological features. The present paper deals with the life habits of the African species of the genus *Paragryllodes* Karny, 1909. This is the second contribution to the knowledge of the biology of this taxon, another paper presenting the first calling song ever mentioned in this genus and discussing its physical and biological significance in the frame of cricket calling song efficiency (Desutter-Grandcolas 1998b).

Up to now, two *Paragryllodes* species were known in Western Africa, one in Central Africa and six in Eastern Africa (cf. species list); this genus is also present in the Madagascan (5 sp.) and Indian (3 sp.) regions (Chopard 1968; Otte 1994; Gorochov 1996; Desutter-Grandcolas 1998b). Information on the life habits of these species are very scarce: Bhowmik (1970) gave some information on the Indian *P. anjani* Bhowmik; the life habits of African species have however never been documented.

The study of an important material recently collected in Central and Eastern Africa allows me to redescribe most of the previously known species, including the type species of the genus, and to describe twelve new species, of which eleven are described here (see also Desutter-Grandcolas 1998b). On the base of my own observations in the field the life habits of these species can moreover be specified. Preliminary data on the distribution of the genus are also indicated.

MATERIAL AND METHODS

Most of the examined material has been collected by the author in Gabon, the Central African Republic and Tanzania. All specimens were kept dry to preserve coloration. Male and female genitalia were dissected, cleaned with cold KOH and preserved with glycerine in special vials pinned with the specimens. Homologies on genitalic structures follow Desutter (1987, 1990).

In the field, *Paragryllodes* specimens were observed and collected by sight during the first part of the night with a small head lamp, in order to directly observe the natural habitats and activities of the species. No attractive baits or traps were used. These nocturnal crickets were also looked for during the day to determine where they hide during their inactivity period.

ABBREVIATIONS AND SYMBOLS

Institutions

ANSP The Academy of Natural Sciences, Philadelphia;
MNHN Muséum national d'Histoire naturelle, Paris;
SM Senckenberg Museum, Frankfurt/Main;
ZMC Zoologisk Museum, Copenhagen.

Female genitalia

Membranous parts figured with dots.

Male genitalia

Membranous parts figured with dots.

DV ectophallic dorsal valves;
E epiphallus;
EC A ectophallic apodemes;
EN A endophallic apodemes;
EP P epiphallic parameres;
F ectophallic fold;
R rami;
VV ectophallic ventral valves.

Measurements (in mm, mean number in parentheses)

Lpron median length of pronotum;
Lteg length of right tegmen;
LFIII length of femur III;
Lovip length of ovipositor;
LTIII length of tibia III;
Wpron posterior width of pronotum;
Wteg width of right tegmen (at the level of the anterior angle of the mirror).

Tegmina: yellow parts figured with dots.

DEFINITION OF THE GENUS

Genus *Paragryllodes* Karny, 1909

Paragryllodes Karny, 1909: 478. – Chopard 1968: 291. – Desutter 1987: 224 (Neoaclidae). – Desutter 1990: 321 (Phalangopsidae, Homoeogryllinae). – Otte 1994: 52 (tribe Endacustini).

Montigryllus Sjöstedt, 1910: 112. – Chopard 1968: 291 (synonymy).

Pseudendacustes Chopard, 1928: 25. – Chopard 1968: 291 (synonymy).

TYPE SPECIES. — *Paragryllodes borgerti* Karny, 1909 (by monotypy).

DISTRIBUTION. — Tropical Africa south of the Sahara, Madagascar, Comores, Sri Lanka, India, Seychelles.

DESCRIPTION

Paragryllodes has been defined by Karny (1909) to include a new species *P. borgerti*, which he described on two females originating from Tanzania (Amani). The description of *P. borgerti* is very brief and imprecise, and the definition of the genus itself is uncertain. A more extensive definition including, among other characters, male and female genitalia is thus necessary.

Size variable. Coloration black brown mottled with yellow (Fig. 1); main yellow line on the face transverse or vertical according to species groups (see below). Fastigium very narrow, grooved, sharply separated from the vertex; lateral ocelli close to each other, compared to their distance to the median ocellus. Eyes strongly protrud-ing. Scapes very large, longer than wide. Last joint of maxillary palpi moderately elongate, slightly enlarged toward the apex and with apical truncation.

Legs ringed yellow and dark brown, except in *P. pyrrhopterus* Kaltenbach and *P. unicolor* n. sp. Tibiae I with inner tympanum only. Tibiae II with two apical spurs. Tibiae III strongly serrulated on their basal two thirds and without spines between the first subapical spurs; with four outer and three or four inner subapical spurs, and three outer (the median the longest) and three inner (the median and dorsal subequal in length) apical spurs. Tegmina always present in both males and females, not covering the whole abdomen. Wings lacking. Cerci very long.

Male. Metanotum and tergites without clear glandular structure (in particular, no metanotal area covered with dense setae and no eversible tergal region). Apical spurs of tibiae III not modified. Posterior angles of supra-anal plate not elongate. Length of subgenital plate variable. Tegmina always present and completely overlapping; not corneous. Stridulum variably developed.

Male genitalia elongate and thin, without a large dorsal cavity. Epiphallic sclerite transverse or quadrate, the rami long and not separate from the main sclerite. Epiphallic parameres more or less triangular in shape, most often partly covered with long setae, never hook-like. Ectophallic apodemes long and thick. Ectophallic dorsal valves well developed and elongate, their shape differing in each species group. Endophallic apodeme comprising a small, median and vertical plate and a variable apodeme on each side of the endophallic sclerite.

Female. Tegmina always present, overlapping or not. Length of ovipositor variable.

Female genitalia. Copulatory papilla long and tubular, or short and triangular in shape.

LIST OF AFRICAN SPECIES OF PARAGRYLLODES

Eastern African species

P. borgerti Karny, 1909 (Tanzania, Amani)
P. minor n. sp. (Tanzania, Amani)
P. dissimilis n. sp. (Tanzania, Amani)
P. unicolor n. sp. (Tanzania, Amani)
P. campanella Desutter-Grandcolas, 1998b (Tanzania, Kimbosa)
P. kenyanus Kaltenbach, 1982 (S. Kenya, Chyulu Hills)
P. pyrrhopterus Kaltenbach, 1982 (Tanzania, West Usambara)
P. silvaepluvialis (Sjöstedt, 1910) (Tanzania, Kilimandjaro)
P. affinis (Sjöstedt, 1910) (Tanzania, Kilimandjaro), juvenile type

Western African species

P. fuscifrons Chopard, 1934 (Ivory Coast)
P. optimus Gorochov, 1996 (Eastern Nigeria, Kororofa Territory)

Central African species

P. pictus Chopard, 1958 (Equatorial Guinea, Annobon Island)
P. makandensis n. sp. (Gabon, Ogooué Offoué)
P. makokou n. sp. (Gabon, Ogooué Ivindo)
P. kessala n. sp. (Gabon)
P. orensis n. sp. (Gabon, Sette Cama)
P. deleportei n. sp. (Congo)
P. bipunctatus n. sp. (Gabon, Ogooué Offoué)

P. longixiphus n. sp. (Gabon, Ogooué Ivindo)
P. centralis n. sp. (Central African Republic, Salo)

Eastern African species on one hand and Western and Central African species on the other can easily be separated by several morpho-anatomical differences:

1. Species from East Africa: size medium to large (except *P. minor* and *P. silvaepluvialis*). Tibiae III with four outer and four inner subapical spurs. Tibiae II with three apical spurs, the inner dorsal one not reduced. Coloration not very contrasted; face with a longitudinal yellow median line between median ocellus and labrum. Male stridulum not complete (except in *P. campanella*), but the harp well delimited. Male subgenital plate short. Male genitalia: dorsal valves more or less acute. Female tegmina overlapping at least over part of their length (except in *P. silvaepluvialis*). Female copulatory papilla elongate and tubular.

2. Species from Western and Central Africa: size small. Tibiae III with four outer and only three inner subapical spurs. Tibiae II with three apical spurs, the inner dorsal one greatly reduced (lacking in *P. longixiphus*; not known in *P. optimus*). Coloration very contrasted; face with a transverse yellow line under each antennal socket and a median spot under median ocellus (an additional longitudinal yellow median line between median ocellus and tip of labrum present only in *P. longixiphus*, *P. pictus* and *P. optimus*). Male stridulum diffuse; harp present but not separated from the chords. Male subgenital plate elongate. Male genitalia: dorsal valves having the shape of narrow, vertical plates (except in *P. pictus*). Female tegmina not overlapping. Female copulatory papilla short, more or less triangular in shape.

SYSTEMATIC

Eastern African *Paragryllodes* species

Paragryllodes borgerti Karny, 1909
(Figs 1; 2A, E, J, K; 3A, B)

Paragryllodes borgerti Karny, 1909: 479. – Chopard 1958: 26 (Chopard referred erroneously to *P. borgerti* for specimens originating from Madagascar and belonging to other species). – Chopard 1968: 291. – Kaltenbach 1982: 242, 246 (Madagascan specimens cited by Chopard in 1958). – Otte 1994: 52.

Type locality. — Tanzania, Amani.

Type material. — Holotype ♀, 1904, Coll. A. Borgert (Orth. 68). Paratype: 1 ♀, same locality, date and collector as the holotype (Orth. 68a) (SM). The type specimens could not be examined. However, according to Dr S. Ingrisch, who kindly accepted to check them, they agree with the following description (internal genitalia not studied); Dr Ingrish additionnally indicated that the holotype has one foreleg and both mid legs missing, and that the paratype has no tegmina, the left hind leg broken and no right hind leg. The identity of the paratype appears still uncertain, as this specimen presents an unusually long ovipositor (see below) and no tegmina (those probably lost).

Material examined. — **Tanzania.** East Usambara mountains, Amani, 1000 m, 15.V.1995, coll. L. Desutter-Grandcolas (MNHN), 1 ♂, 1 ♀, rainforest, on a dead trunk partly laying on the ground, at night; 15.V.1995, 1 ♂, herbaceous area, ground slope, at night; 19.V.1995, 4 ♂ ♂, 4 ♀ ♀, herbaceous area, ground slope, at night; 20.V.1995, 1 ♂, 3 ♀ ♀, herbaceous area, ground slope, at night; 21.V.1995, 2 ♂ ♂, 1 ♀, rainforest, ground slope, at night; 21.V.1995, 1 ♂, rainforest, on trail, at night; 22.V.1995, 1 ♂, 1 ♀, rainforest, ground slope, at night; 23.V.1995, 1 ♂, 1 ♀, herbaceous area, ground slope, at night

Other material examined. — **Tanzania.** East Usambara mountains, Amani, 1000 m, 19.V.1995, coll. L. Desutter-Grandcolas (MNHN), 1 ♂, 1 ♀, herbaceous area, ground slope, at night; 22.V.1995, 1 ♀, rainforest, on trail, at night; 30.IX.1982, coll. D. Otte (ANSP), 1 ♀. — Muguruwandege, 10 km NNW Morogoro, 26.V.1995, 1 ♂, 1 juvenile, galery forest on slope, on trunk, under loose bark at 1.50 m high, at night; coll. L. Desutter-Grandcolas (MNHN), 1 ♀, between two rocks delimiting a small cavity.

Measurements. — Males (n = 5): Lpron: 2.8-3 (2.9); Wpron: 3.5-4.2 (3.8); Lteg: 4.8-5.9 (5.4); Wteg: 4.4-5.2 (4.9); LFIII: 13-15.2 (14.2); LTIII: 12-13.8 (13.1). Females (n=5): Lpron: 3.1-3.8 (3.4); Wpron: 4-4.7 (4.2); Lteg: 4.7-5.6 (5.1); Wteg: 2.4-2.9 (2.7); LFIII: 13.9-16.4 (14.7); LTIII: 12.8-15.6 (13.7); Lovip: 13.6-17.1 (15.1). Female holotype: Lpron: 3.2; Wpron: 4; Lteg: 5.3; Wteg: 2.5; LFIII: 14.5; LTIII: 13; Lovip: about 17. Female paratype: Lpron: 4.2; Wpron: 5; LFIII: 16; Lovip: about 21. Type specimens mesured by Dr S. Ingrisch.

Redescription

Size moderately large. Face dark brown, shining,

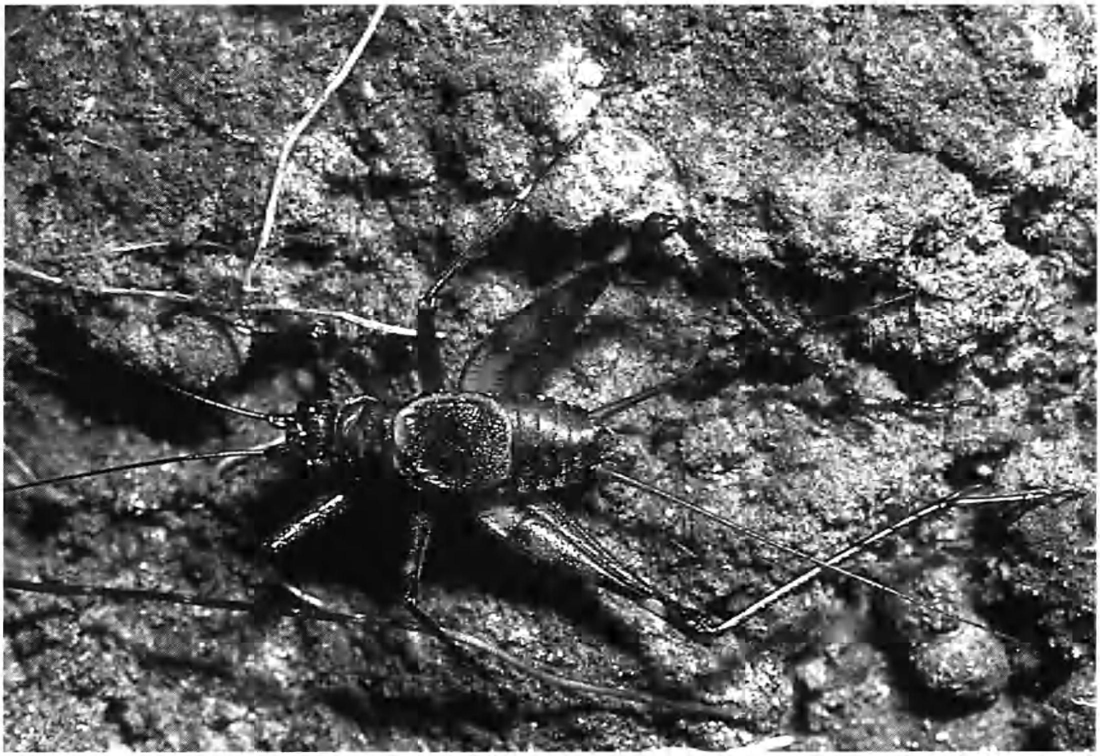


FIG. 1. – *Paragryllodes borgerti* Karny. Male.

with a yellow longitudinal line from the median ocellus to the tip of the labrum, and sometimes with indistinct yellowish spots; yellow line almost equally large over its whole length, the lateral parts of the labrum brown. Cheeks and vertex dark brown, with more or less distinct yellowish dots. Fastigium entirely blackish or with a short, more or less visible, yellowish line along its borders not reaching the median ocellus. Ocelli whitish, all equal in size. Scapes dark brown on their front side, with an indistinct paler dot near the upper border, and light brown on their upper side. Antennae brown, with small, largely separated yellowish rings. Pronotum dark brown, the dorsal disc not clearly mottled with yellow. Abdomen black with abundant yellowish setae, the ventral side lighter.

Legs yellowish brown mottled with dark brown; tibiae with four dark rings. Tibiae I-III with respectively two, three and six apical spurs; median and third inner apical spurs of tibiae III subequal. Tibiae III serrulated along their whole length, except between the first subapical spurs. Femora I and II: two dark rings, one at the knee, the other subapical, separated by an ivory coloured spot. Femora III: dorsal and inner faces with four brown bands, outer face slightly striated with brown. Basitarsomeres brown, their base whitish; basitarsomeres III with five to eight outer, and one to four inner dorsal spines, in addition to the apical ones.

Male. Tegmina covering nearly half of the abdomen, rounded at apex. Dorsal field brown, except for its yellow base, outer margin and apex (Fig. 2A); lateral field dark brown. Right tegmen: dorsal margin, from the level of the file down to the vanus fold largely thickened; venation: harp well-developed, crossed by about ten veins; stridulatory file: 148–172 teeth (mean number 156, n = 5); lateral field with five to six parallel longi-

tudinal veins (subcostal and its ramifications). Venation of left tegmen: harp well-developed, thin; around the harp, cuticle thicker, with numerous small veins; anal margin of dorsal field largely bisinuated. No evident glandular structure on the tergites or supra-anal plate; metanotum with two smooth nodosities.

Male genitalia. Dorsal valves long, decidedly longer than epiphallus and epiphallic parameres, almost straight and thin. Epiphallic parameres triangular without outgrowth, the apex sometimes slightly more slender (Fig. 3A, B).

Female. Tegmina covering half of the abdomen or slightly less, overlapping over their whole length; brown except for their yellow base, outer margin and apex (Fig. 2E); lateral field brown; veins brown, lighter on dorsal field. Venation: dorsal field with two to four parallel longitudinal veins, often subdivided into two or three veins; lateral field with generally four ramifications of subcostal vein. Supra-anal plate brownish, with a large yellowish line on the base and apex. Subgenital plate margin generally straight, rarely slightly bisinuated. Ovipositor most often slightly longer than femora III (except in the female paratype, who has a very long ovipositor).

Female genitalia. Copulatory papilla very long, the apex thin and clearly filiform on part of its length (Fig. 2J).

REMARK

According to available specimens, *P. borgerti* appears quite variable in size (see measurements) and coloration (yellow spots on head and pronotum). Male and female genitalia are however characteristic compared to the other species of the genus.

Among the specimens examined, several males and females could not be identified with certainty; they are gathered in the paragraph "Other material examined". The copulatory papilla of the three Amani females is thus shorter and more convex at apex than that of *P. borgerti* females (compare Fig. 2J and K). The male and female found at Muguruwandege are larger than the specimens from Amani and their coloration is more contrasted; male genitalia are bigger, the ectophallic apodemes being more straight. The status of these specimens is yet uncertain.

Paragryllodes minor n. sp.
(Figs 2B, H; 3C, D)

TYPE MATERIAL. — Holotype ♂, 21.V.1995, rainforest, on a hollow dead standing tree, at night. Paratypes: 22.V.1995, 2 ♂ ♂, rainforest, on a hollow dead standing tree, at night (MNHN).

TYPE LOCALITY. — Tanzania, East Usambara mountains, Amani, 1000 m, coll. L. Desutter-Grandcolas.

ETYMOLOGY. — Species named according to its small size.

MEASUREMENTS. — Males (n = 3): Lpron: 2.4-2.5 (2.4); Wpron: 3-3.3 (3.2); Lteg: 4.4-4.5 (4.5); Wteg: 4.3-4.4 (4.4); LFIII: 10.9-11.3 (11.1); LTIII: 8.7-10 (9.4).

Species very close to *P. borgerti*, but much smaller in size (compare the measurements) and easily recognisable by male tegmina and genitalia.

DESCRIPTION

Coloration similar to that of *P. borgerti*, except for the following: yellow longitudinal line of the face enlarged on the labrum, which is entirely light-coloured; cheeks with a yellow brown spot under the eye, this spot extending between the subgenual suture and the posterior margin of the cheek; vertex highly mottled with yellow, thus presenting two brown median spots and an additional round, brown spot behind each eye; dorsal disc of pronotum mottled with yellow (Fig. 2H); basitarsomeres III light yellowish brown, with three to four outer spines and no inner spine (except apical ones).

Male. Tegmina only slightly longer than large, the apical margin truncated and thickened at its anal corner (Fig. 2B, arrow); coloration yellowish brown, yellow at the base and on the outer margin; lateral field brownish. Stridulatory file: 119-139 teeth (n = 2).

Male genitalia. Quite similar to those of *P. borgerti*, but the epiphallic parameres larger and as if indented, and the dorsal valves more distinctly converging at apex (Fig. 3C, D).

Female. Unknown.

Paragryllodes dissimilis n. sp.
(Fig. 2F, L)

TYPE MATERIAL. — Holotype ♀, 21.V.1995, rainfo-

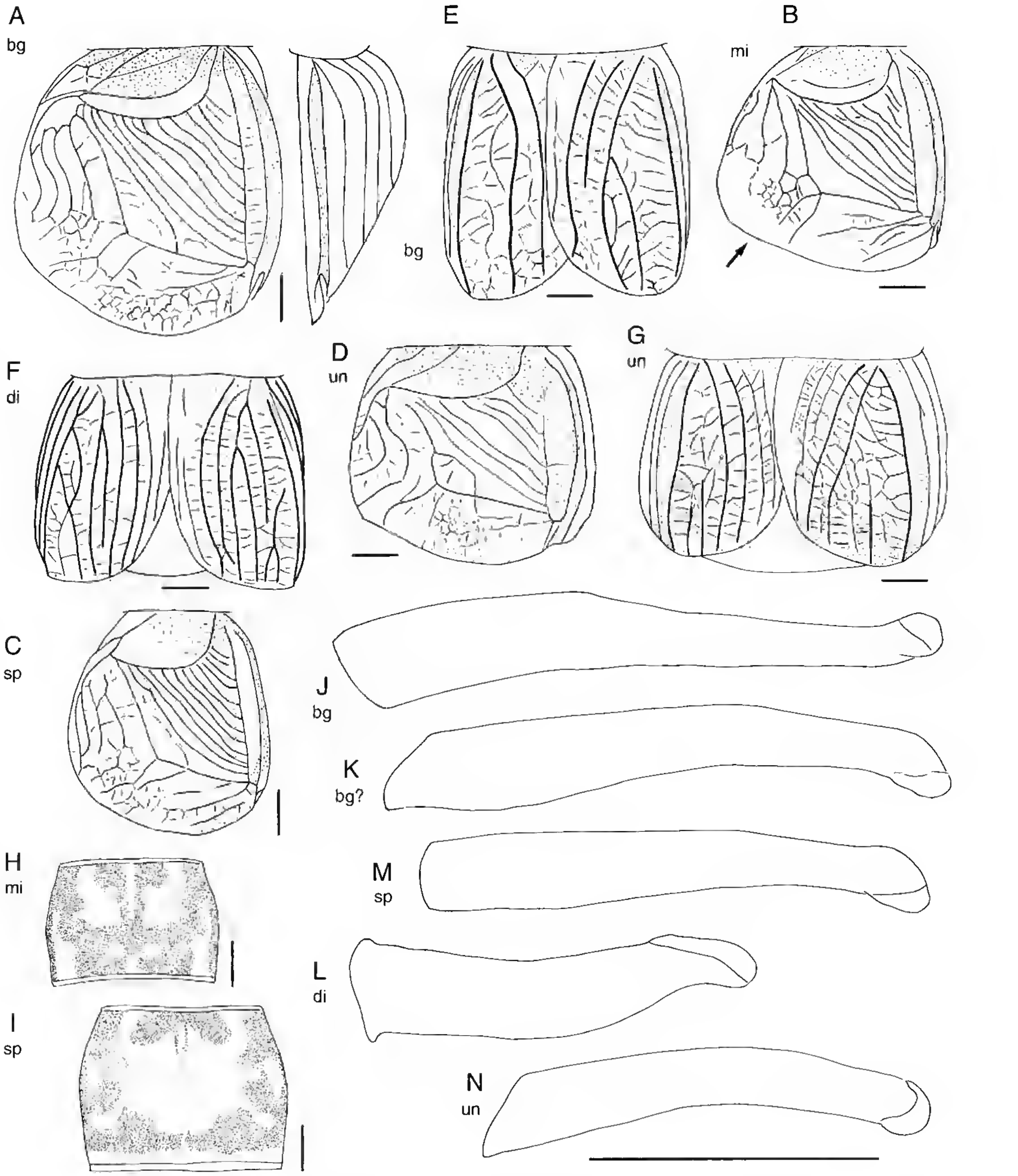


FIG. 2. – Male (A-D) and female (E-G) tegmina, (H-I) dorsal disc of pronotum and female copulatory papilla in lateral view (J-N) of: *Paragryllodes borgerti* Karny (bg), *P. minor* n. sp. (mi), *P. dissimilis* n. sp. (di), *P. unicolor* n. sp. (un) and *Paragryllodes* sp. (sp). Scale bars: 1 mm.

rest, on a hollow dead standing tree, at night (MNHN).

TYPE LOCALITY. — Tanzania, East Usambara mountains, Amani, 1000 m, coll. L. Desutter-Grandcolas.

ETYMOLOGY. — The name of this species refers to the unusual shape of the copulatory papilla of the female, compared to other East African species of the genus.

MEASUREMENTS. — Lpron: 3; Wpron: 4.3; Lteg: 4.4; Wteg: 2.5; LFIII: 14; LTIII: 12.8; Lovip: 15.5.

DESCRIPTION

Coloration almost similar to that of *P. borgerti*, except for the following: yellow longitudinal line of the face enlarged over the whole tip of the labrum. Cheeks yellowish brown. Vertex and area behind the eyes dark brown, with some yellowish spots toward the occiput. Fastigium black. Pronotum almost entirely dark brown, the anterior margin and a few spots on the dorsal disc yellowish. Abdomen black with many ochre setae.

Legs contrastingly ringed brown and yellow. Femora I and II: one incomplete basal ring in addition to the two more apical rings. Femora III: four dark rings on the inner side, only the two most apical ones complete; outer and dorsal sides striated with light brown. Tibiae with four brown rings. Basitarsomeres III: four outer and no inner dorsal spines (in addition to the apical ones).

Male unknown.

Female. Tegmina smaller than in *P. borgerti*; their coloration dark brown, only the base and the anterior quarter between the dorsal and lateral fields yellow; tegmina overlapping only at their base (Fig. 2F). Supra-anal plate black brown, not shining. Subgenital plate with a straight apical margin.

Female genitalia. Copulatory papilla small and large, without a filiform apical part (Fig. 2L).

Paragryllodes sp.
(Fig. 2C, I, M)

MATERIAL EXAMINED. — **Tanzania.** East Usambara mountains, Amani, 1000 m, 15.V.1995, coll. L. Desutter-Grandcolas (MNHN),1 ♀, rainforest, dead trunk partly lying on the ground, at night; 16.V.1995, 1 ♀, at night, ground slope; 19.V.1995, 2 ♀ ♀, herbaceous area, ground slope, at night; 22.V.1995, 1 ♀, rainforest, ground slope, at night; 23.V.1995, 1 ♂, herbaceous area, ground slope, at night.

MEASUREMENTS. — Male: Lpron: 2.2; Wpron: 3; Lteg: 4.4; Wteg: 3.9; LFIII: 11; LTIII: 9.8. Females (n = 4): Lpron: 2.9-3.3 (3.1); Wpron: 3.8-4.1 (4); Lteg: 4.4-5.2 (4.7); Wteg: 2.4-2.7 (2.6); LFIII: 12.9-14.7 (13.7); LTIII: 11.7-13.4 (12.4); Lovip: 13.2-15.4 (14.1).

I consider here one male and five females originating from Amani (Tanzania) characterised by their small size (see the measurements) and their extremely light coloration. No diagnostic feature however could be found in male and female genitalia to separate them from other species.

DESCRIPTION

Coloration very light brown. Face light-coloured; in addition to the yellow longitudinal line, three yellow spots under each antennal socket, two transverse narrow ones, located just under the antennal socket, and a more developed one, rounded or forming a large band, located between the two transverse spots and the epistemal suture. Vertex yellowish, with a longitudinal clear brown line just behind the fastigium. Margins of the fastigium yellow, these lines extending around the median ocellus up to the yellow longitudinal line on the face. Cheeks heavily mottled with light brown.

Dorsal disc of the pronotum largely light brown (Fig. 2I). Legs similar to those of *P. borgerti*, but lighter and more variegated. Basitarsomeres III light-coloured, entirely or only at its base, with four to six outer spines and zero to three inner spines (in addition to apical ones).

Male. Tegmina covering about half of the abdomen, their shape and venation almost similar to those of *P. borgerti* (Fig. 2C). Stridulatory file: 141 teeth (n = 1).

Male genitalia. Similar to those of *P. borgerti*.

Female. Tegmina similar to those of *P. borgerti*, but smaller. Supra-anal plate also similar to that of this last species.

Female genitalia. Copulatory papilla similar to that of *P. borgerti*, but slightly shorter and less filiform at the apex (Fig. 2M).

Paragryllodes unicolor n. sp.
(Figs 2D, G, N; 3E)

TYPE MATERIAL. — Holotype ♂, 21.V.1995, rainforest, on a dead standing tree, at night. Allotype ♀, 19.V.1995, herbaceous area, ground slope, at night. Paratypes: 15.V.1995, 1 ♂, 1 ♀, rainforest, on a dead trunk partly lying on the ground (♂), at night; 21.V.1995, 2 ♀ ♀, rainforest, on a dead hollow trunk or on ground slope, at night; 22.V.1995, 1 ♀, rainforest, ground slope, at night (MNHN).

TYPE LOCALITY. — Tanzania, East Usambara Mountains, Amani, 1000 m, coll. L. Desutter-Grandcolas.

OTHER MATERIAL EXAMINED. — Same locality and collector as the holotype: 15.V.1995, 1 ♀, rainforest, in the dead part of a hollow trunk, at night; 1 ♀, F1 raised in laboratory from the preceding female (MNHN).

ETYMOLOGY. — Species named according to the uncommon colour of legs I and II.

MEASUREMENTS. — Males (n = 2): Lpron: 3.1-3.4; Wpron: 4.1-4.6; Lteg: 4.6-4.9; Wteg: 4.5-4.8; LFIII: 14.7-15.5; LTIII: 12.3-14.2. Females (n=4): Lpron: 3.7-4.1 (3.9); Wpron: 4.8-5 (4.9); Lteg: 4.2-4.8 (4.5); Wteg: 2.6-3.1 (2.8); LFIII: 14.7-16.4 (15.8); LTIII: 13.3-14.5 (14); Lovip: 16.3-18.8 (17.9).

Species characterised by the uniform coloration of its legs (especially I and II) and by its male and female genitalia and tegmina.

DESCRIPTION

Face black, with a median longitudinal yellow line from the median ocellus to the tip of the labrum; lower part of the labrum yellow. Cheeks brown, with indistinct lighter spots. Vertex black brown, with some variable yellowish longitudinal lines, short and narrow. Fastigium black; a small yellowish line along each of its margins. Scapes black on the front side, lighter on the dorsal side. Pronotum brown to black brown; dorsal disc sometimes lighter, with ochre pyriform spots and a large yellowish line along the posterior margin. Overall coloration of the legs ochre. Femora I and II: knees black brown; an ivory coloured spot usually present near the apex on the dorsal side. Femora III ochre, the knees black brown on the outer side; inner and outer sides with four brown rings more or less distinct, only the apical one being well formed. Tibiae light-coloured, faintly ringed, somewhat darker at the base and at the apex. Basitarsomeres I and II brown, their base ivory-coloured. Basitarsomeres III light ochre, with four to seven outer dorsal spines and zero to two inner ones (in addition to apical ones). Abdomen black, not shining, the supra-anal plate entirely black.

Male. Tegmina short, only slightly longer than large, the apex slightly rounded (Fig. 2D); their coloration black brown; dorsal field entirely circled with yellow, except on the ochre inner margin. Venation: mirror and apical field not well formed, reticulated. Stridulatory file: 132 teeth (n = 1). Lateral field black, with five parallel longitudinal veins.

Male genitalia. Dorsal valves large at their base and distinctly thinner and converging toward the apex. Epiphallic parameres large and flat, with a small outgrowth on their outer dorsal margin (Fig. 3E). Epiphallic sclerite concave dorsally.

Female. Tegmina overlapping over nearly their whole length (Fig. 2G); their coloration black brown, the dorsal field entirely circled with yellow and thickened at the apex.

Female genitalia. Copulatory papilla relatively short, concave dorsally and without apical filiform part (Fig. 2N).

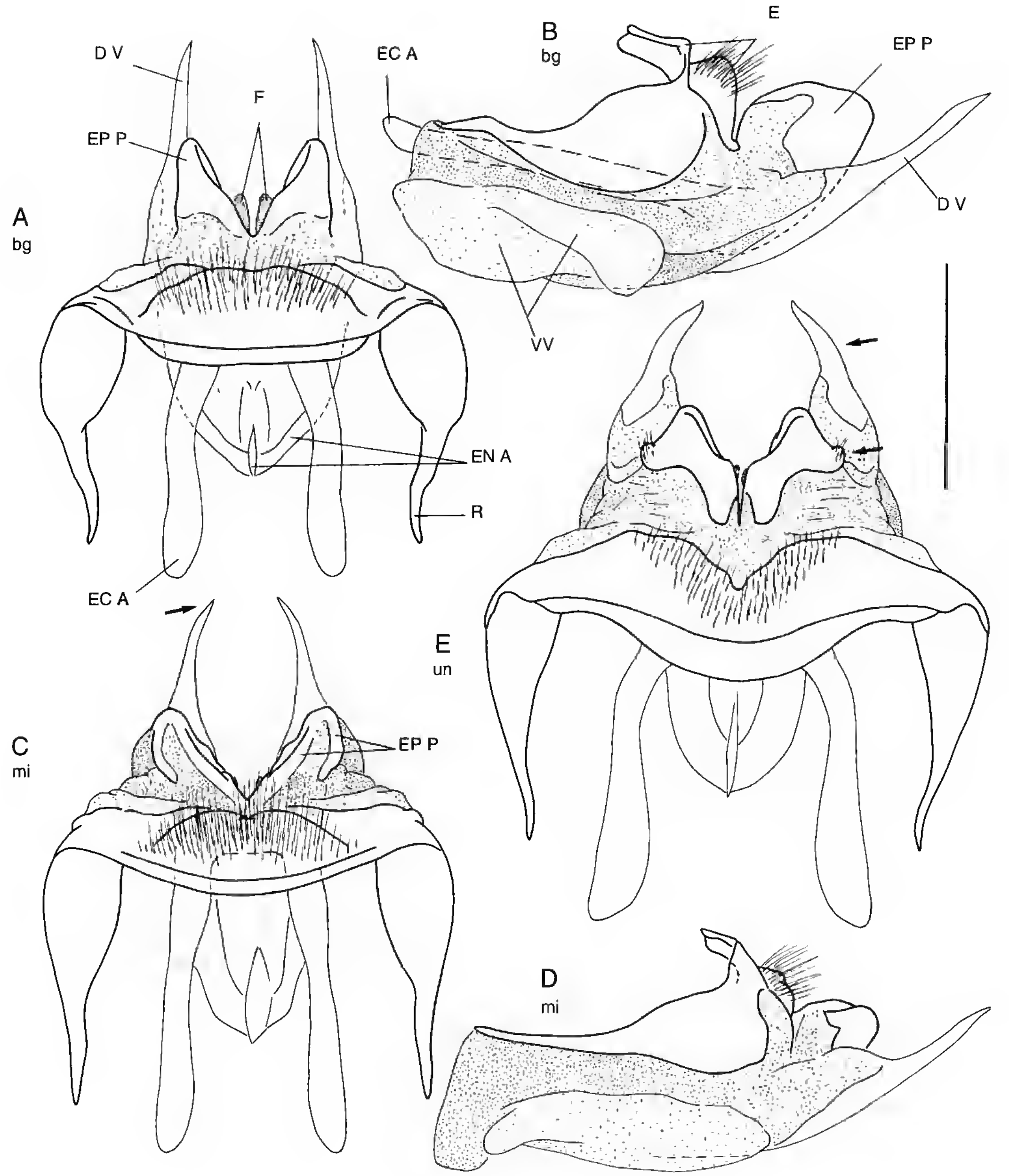


FIG. 3. – Male genitalia in dorsal (A, C, E) and lateral (B, D) view of: *Paragryllodes borgerti* Karny (bg), *P. minor* n. sp. (mi) and *P. unicolor* n. sp. (un). Scale: 1 mm. Abbreviations: DV: ectophallic dorsal valves; E: epiphallus; EC A: ectophallic apodemes; EN A: endophallic apodemes; EP P: epiphallic parameres; F; ectophallic fold; R: rami; VV: ectophallic ventral valves.

KEYS TO *PARAGRYLLODES* SPECIES FROM EASTERN AFRICA

As several species are known by one sex only, separate keys are proposed here for males and females.

Key for males (except *P. dissimilis*)

1a. Legs uniformly light brown, except for darker knees, not ringed 2

1b. Legs distinctly ringed brown and yellow 3

2a. Very large species (femora III: 20 mm; Lteg: 8 mm). Male genitalia: epiphallic parameres with a large outgrowth (Kaltenbach 1982, fig. 9) .... *P. pyrrhopterus* Kaltenbach, 1982

2b. Smaller species (femora III: 14.7-15.5 mm; Lteg: 4.6-4.9 mm). Male genitalia: Epiphallic parameres with only a small outgrowth (Fig. 3E) ..., *P. unicolor* n. sp.

3a. Male tegmina: stridulatory apparatus complete, the harp, mirror and chords well-developed; apical field short but distinct; stridulatory file with about 900 teeth. Male genitalia: epiphallic parameres with long dorsal processus; dorsal valves very short, almost not projecting beyond epiphallic parameres (Desutter-Grandcolas 1998b, fig. 4) .... *P. campanella* Desutter-Grandcolas, 1998b

3b. Male tegmina: stridulatory apparatus not complete, only the harp well-developed; mirror and chords more or less reticulated apically; no distinct apical field; stridulatory file with less than 200 teeth (not examined in *P. kenyanus*, *P. pyrrhopterus* and *P. silvaepluvialis*). Male genitalia (not examined in *P. silvaepluvialis*) without dorsal processus on epiphallic parameres; dorsal valves projecting well beyond the epiphallic parameres 4

4a. Small species originating from Kilimandjaro (male stridulatory file and genitalia not examined) .... *P. silvaepluvialis* (Sjöstedt, 1910)

4b. No 5

5a. Male genitalia: dorsal valves very long and acute, their apex strongly diverging on the two thirds of their length (Kaltenbach 1982, fig. 8) .... *P. kenyanus* Kaltenbach, 1982

5b. Male geniralia: dorsal valves long and acute, but their apex only slightly converging 6

6a. Coloration dark brown, mottled with yellowish; dorsal disc of pronotum almost entirely brown, with only a few yellowish flecks 7

6b. Coloration decidedly lighter; dorsal disc of pronotum largely yellowish brown .. .. *Paragryllodes* sp.

7a. Large species (LFIII: 13-15,2 mm). Tegmina decidedly longer than large, their

apical margin rounded (Fig. 2). Male genitalia as in Fig. 3A, B .... *P. borgerti* Karny, 1910

7b. Smaller species (LFIII: 10.9-11.3 mm). Tegmina only slightly longer than large, their apical margin truncated (Fig. 4). Male genitalia as in Fig. 3C, D .... *P. minor* n. sp.

Key for females (except *P. minor*, *P. pyrrhopterus*, *P. kenyanus*)

1a. Legs uniformly light brown, except for darker knees, not faintly ringed .... *P. unicolor* n. sp.

1b. Legs distinctly ringed brown and yellow 2

2a. Size small. Ovipositor less than 10 mm. Tegmina small (2 mm long) and not overlapping (Sjöstedt 1910, fig. 11) .... *P. silvaepluvialis* (Sjöstedt, 1910)

2b. Size bigger. Ovipositor more than 12 mm. Tegmina longer, usually more than 4 mm long, and overlapping at least over part of their length 3

3a. Copulatory papilla short and high, triangular in section (dorsal side narrow; ventral side large); its apex acute and small (Desutter-Grandcolas 1998b, fig. 6) .... *P. campanella* Desutter-Grandcolas, 1998

3b. Copulatory papilla decidedly thinner 4

4a. Copulatory papilla very long and thin, with a distinct filiform apical part (Fig. 2J) .... *P. borgerti* Karny, 1909

4b. Copulatory papilla much shorter, without an apical filiform part 5

5a. Coloration dark brown, mottled with yellow. Tegmina overlapping over their base only (Fig. 5). Copulatory papilla as in Fig. 2L .... *P. dissimilis* n. sp.

5b. Coloration decidedly lighter. Tegmina overlapping over nearly their whole

Western African *Paragryllodes* species

Paragryllodes fuscifrons Chopard, 1934 (Figs 4A, I; 5A, B)

Paragryllodes fuscifrons Chopard 1934: 64. – Chopard 1968: 291. – Otte 1994: 52.

Type locality. — Ivory Coast, Dimbokro.

Materiel examined. — Holotype ♂ (MNHN). Ivory Coast, Adiopodoumé, 1 ♂, 1920, coll. Vuillaume (MNHN).

Measurements. — Male holotype: Lpron: 2.6; Wpron: 3.5; Lteg: 3.8; Wteg: 3.2; LFIII: 11; LTIII: 9.7. Adiopodoumé specimen: Lpron: 2.4; Wpron: 3.1; Lteg: 3.8; Wteg: 3.2; LFIII: 10.6; LTIII: 9.4.

The female type designated by Chopard (1934) originates from Gabon (Bas Ogooué) and actually belongs to another species, tentatively designated here as *Paragryllodes* sp. *affinis longixiphus*.

Description

In addition to the characters mentioned by Chopard (1934: 64):

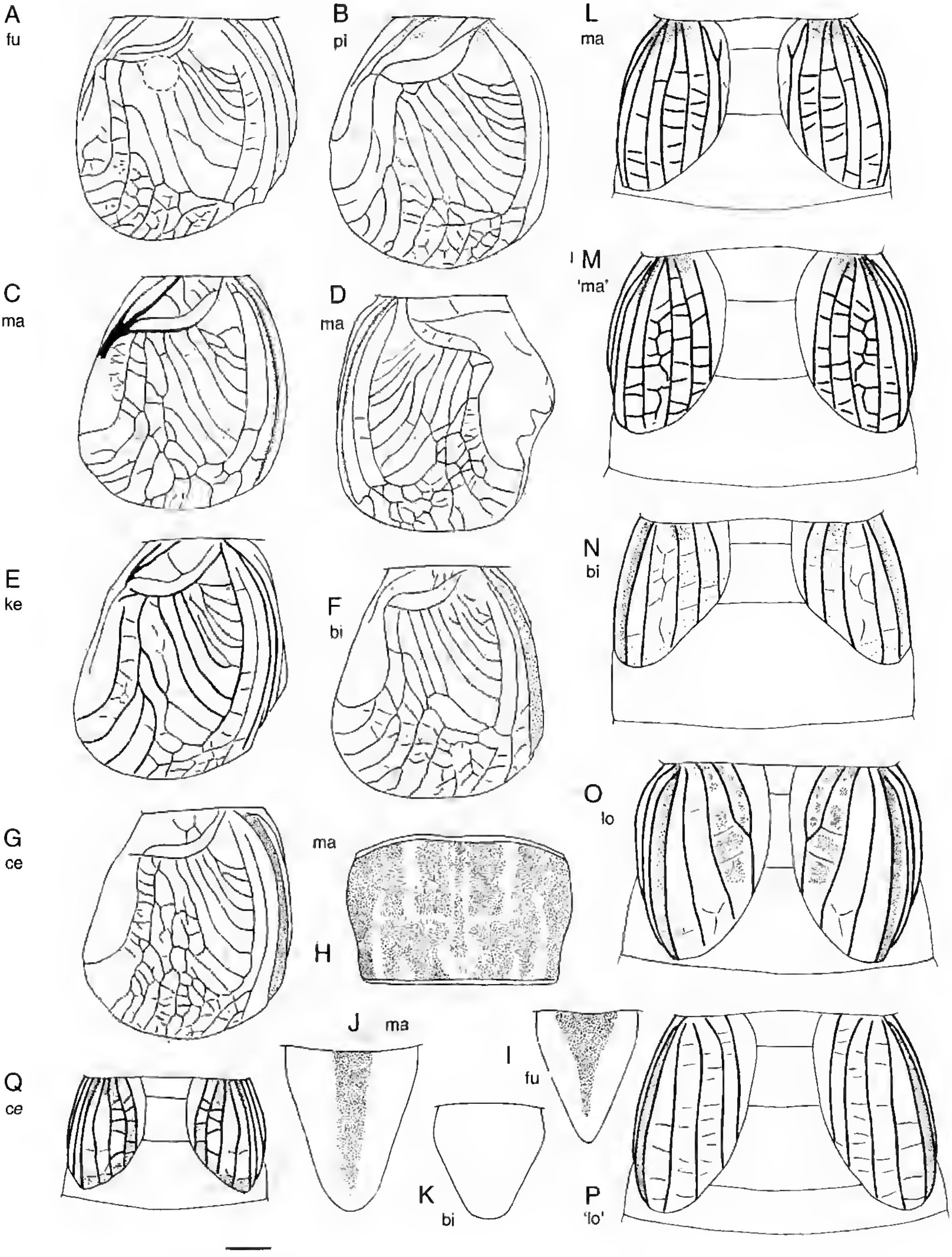


FIG. 4. – Male right (A-C, E-G) and left tegmina (D), dorsal disc of pronotum (H), male subgenital plate (I-K) and female tegmina (L-Q) of: *P. fuscifrons* Chopard (fu), *P. pictus* Chopard (pi), *P. makendensis* n. sp. (ma), *P. kessala* n. sp. (ke), *P. bipunctatus* n. sp. (bi), *P. centralis* n. sp. (ce), *P. longixiphus* n. sp. (lo), *Paragryllodes* sp. aff. *makendensis* ('ma') and *Paragryllodes* sp. aff. *longixiphus* ('lo'). Scale bar: 1 mm.



FIG. 5. – Male genitalia in dorsal (A, C) and lateral (B, D) view, female subgenital plate (E-G) and female copulatory papilla in dorsal and lateral view (H-J) of: *P. fuscifrons* Chopard (fu), *P. pictus* Chopard (pi), *P. makendensis* n. sp. (ma), *Paragryllodes* sp. affinis *makendensis* ('ma') and *Paragryllodes* sp. (sp). Scale bars: 1 mm; female copulatory papilla: scale as in Fig. 2J-N; male genitalia: scale as in Fig. 3. Abbreviations: DV: ectophallic dorsal valves; EC A: ectophallic apodemes; EP P: epiphallic parameres; F: ectophallic fold; R: rami.

Male. Tegmina as in Fig. 4A. Stridulatory file damaged. Subgenital plate resembling that of *P. makandensis* (cf. *infra*), but the brown median part thinner at its apex (Fig. 4I).
Male genitalia. Size small. Epiphallic parameres very short, their apex quite large and rounded (Fig. 5A, B).
Female. Unknown.

REMARKS
The additional specimen examined, originating from Adiopodoumé, presents the following features: stridulatory file with 66 teeth; left tegmen almost entirely thickened, only the harp being thin and translucent; a large indentation at the level of the plectrum; subgenital plate coloration evident only near the apex; male genitalia: epiphallic parameres larger and more rounded at the apex, their inner crest larger dorsally and sharper ventrally.

CENTRAL AFRICAN *PARAGRYLLODES* SPECIES

Paragryllodes pictus Chopard, 1958
(Fig. 4B, 5C, D)

Paragryllodes pictus Chopard, 1958: 79. – Chopard 1968: 292. – Otte 1994: 52.

TYPE LOCALITY. – Equatorial Guinea, Annobon.

MATERIAL EXAMINED. — Holotype ♂, 3.VII.1956, cratère (forest), coll. P. Viette (MNHN).

MEASUREMENTS. — See Chopard (1958).

DESCRIPTION
In addition to the characters indicated by Chopard (1958): face with a longitudinal yellow line, greatly enlarged from the middle of the face downwards and covering the whole labrum, and a small transverse yellow fleck under each antennal socket. Tibiae III with four outer and three inner subapical spurs (not three on each side as indicated by Chopard). Tibiae II with only two apical spurs (inner dorsal one lacking).
Male. Subgenital plate moderately elongate and bordered with yellowish (except on its base). Stridulatory apparatus without a distinct harp and mirror (Fig. 4B). File with 81 teeth (n = 1). Left tegmen with two indentations at mid-length, the distal one well-developed.
Male genitalia. Epiphallic parameres very largely bilobated, their ventral part with three large and rounded processes (Fig. 5C). Dorsal valves much longer than epiphallus, their base large, their apex narrower and bent upwards (Fig. 5D). Ectophallic apodemes short and closely set, their apex only diverging. Endophallic sclerite extremely small.

Paragryllodes makandensis n. sp.
(Figs 4C-E, H, J, L; 6A, B)

TYPE MATERIAL. — Holotype ♂, 10.VI.1994, at night, on a hollow vine at 2.50 m high; 22.V.1994, allotype ♀, at night, on a horizontal dead trunk lying at 15 cm above the ground. Paratypes: 22.V.1994, 1 ♂, at night, on a sloping dead trunk reaching the ground on one side; 22.V.1994, 1 ♂, at night, on a broken horizontal dead trunk; 23.V.1994, 1 ♂, 1 ♀, at night, on a horizontal dead trunk at 2 m high; 24.V.1994, 1 ♀, by day, on a trunk at 2 m high, near a large cavity in the trunk; 24.V.1994, 1 ♀, at night, on a trunk lying against a dead trunk, at 40 cm high; 27.V.1994, 1 ♀, by day, on the lower side of a dead branch; 27.V.1994, 1 ♀, at night, on a large tree with termite nest and with fallen bits of bark near its base; 28.V.1994, 1 ♂, by day, under a dead trunk; 31.V.1994, 1 ♂, 1 ♀, at night, on trunks at 1 m (♂) and 1.50 m (♀) high; 4.VI.1994, 2 ♂ ♂, 1 ♀, at night, on dead trunks lying completely (♀) or not (♂) on the ground; 7.VI.1994, 1 ♀, at night, on a horizontal dead trunk at 1.80 m from the ground; 9.VI.1994, 2 ♂ ♂, at night, on horizontal dead trunks at 1.50 m and 2 m from the ground; 10.VI.1994, 1 ♀, at night, on a horizontal dead trunk at 80 cm from the ground; 11.VI.1994, 1 ♂, at night, on trunk; 11.VI.1994, 1 ♀, at night, on a horizontal dead trunk at 1.50 m from the ground; 28.VI.1994, 1 ♀, at night, on a large termite nest located on a trunk; 28.VI.1994, 1 ♂, by day, on a horizontal dead trunk covered with mosses at 20 cm from the ground; 29.VI.1994, 1 ♂, 2 ♀ ♀, by day, on the lower side of a horizontal dead trunk at 1.50 m from the ground, not under bark; 30.VI.1994, 1 ♀, at night, on a trunk at 1.50 m high; coll. L. Desutter-Grandcolas, 1.VII.1994, 1 ♀, at night, on a trunk at 30 cm above a cavity at the base of the trunk; coll. P. Grandcolas (MNHN), 10.VII.1993, 1 ♂, 1 ♀, at night, on trunk.

TYPE LOCALITY. — Gabon, La Makandé, affl. Offoué.

OTHER MATERIAL EXAMINED. — Same locality as the holotype, 22.V.1994, 3 juveniles, at night, on a trunk

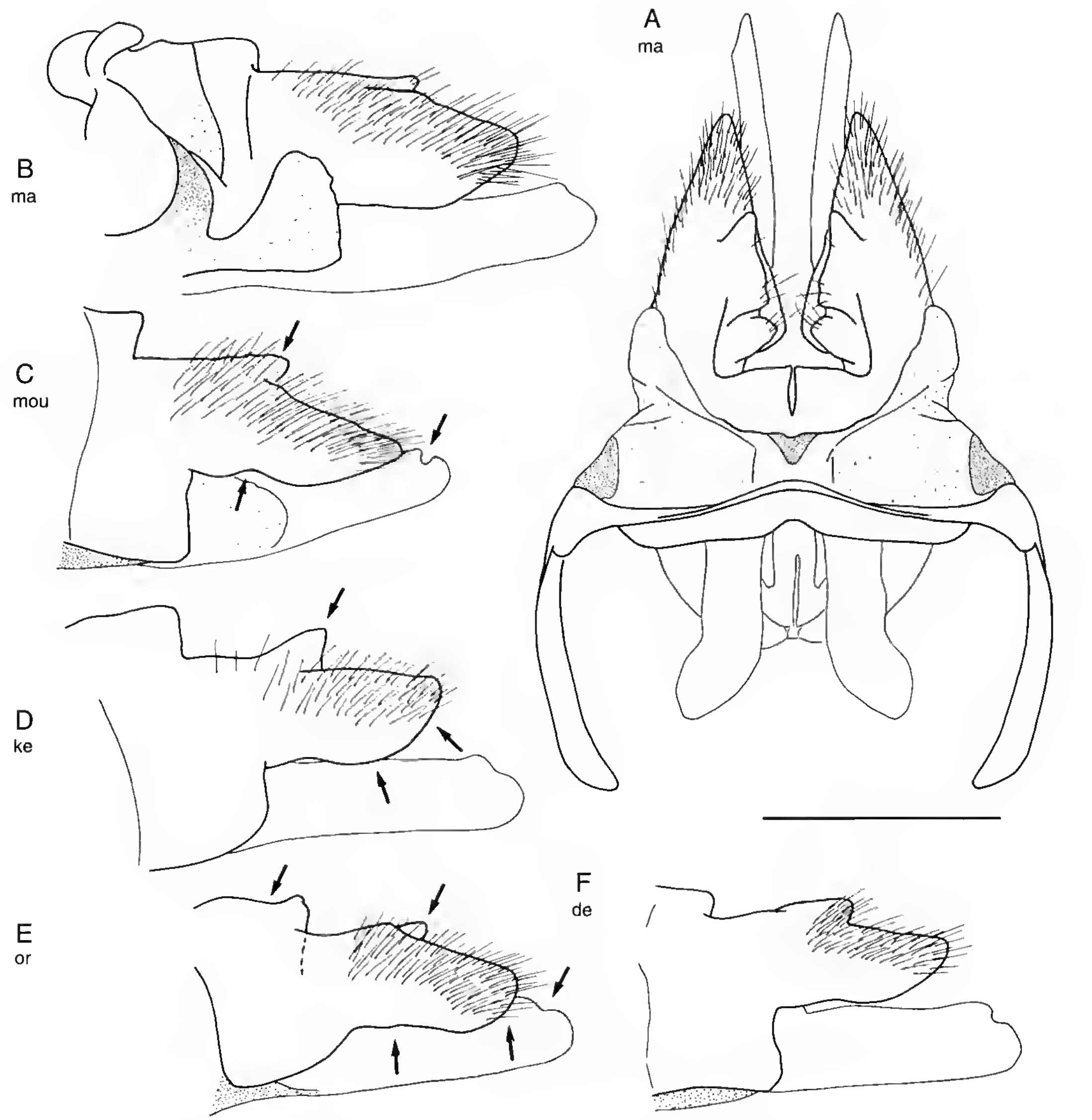


FIG.6. – Male genitalia in dorsal (A) and lateral (B-F) view of: *P. makendensis* n. sp. (ma), *P. kessala* n. sp. (ke), *P. makokou* n. sp. (mou), *P. orensis* n. sp. (or) and *P. deleportei* n. sp. (de). Scale bar: 1 mm.

located near a sloping dead trunk, or on a slopping vine, or on a stub near a horizontal dead tree at 15 cm from the ground; 23.V.1994, 1 juvenile, at night, on a dead trunk at 2 m from the ground; 24.V.1994, 7 juveniles, at night, on a sloping dead trunk reaching the ground on one side, or on a trunk, or on a small vertical root, or on a longitudinally plicated vine; 26.V.1994, 1 juvenile, at night, on trunk; 29.V.1994, 1 juvenile, at night, on a root; 30.V.1994, 4 juveniles, at night, on trunk, or on a sloping dead trunk reaching the ground on one side; 31.V.1994, 2 juveniles, at night, on trunk, or on a horizontal dead tree; 3.VI.1994, 5 juveniles, at night, on trunk, or on a horizontal dead tree, or on the lower side of a dead branch near the ground; 5.VI.1994, 1 juvenile, at night, on trunk; 6.VI.1994, 3 juveniles, at night, on trunk, on a root, or on a horizontal dead tree at 1.50 m from the ground; 7.VI.1994, 2 juveniles, at

night, on a horizontal dead tree at 1.80 m from the ground; 28.VI.1994, 2 juveniles, at night, on a vine near dead wood; 29.VI.1994, 1 juvenile, by day, on the lower side of a horizontal dead trunk at 1.50 m from the ground, not under bark; 29.VI.1994, 1 juvenile, at night, on trunk; coll. L. Desutter-Grancolas, 1.VII.1994, 1 juvenile, at night, on trunk; Coll. P. Grandcolas (MNHN), 10.VI.1993, 1 juvenile, at night, on trunk.

ETYMOLOGY. — The name of this species is derived from the locality where it has been collected.

MEASUREMENTS. — Males (n = 5): Lpron: 2.3-2.5 (2.4); Wpron: 2.9-3 (3); Lteg: 3.9-4.2 (4); Wteg: 3.1-3.4 (3.3); LFIII: 10.5-11.1 (10.9); LTIII: 9.1-9.5 (9.3). Females (n = 5): Lpron: 2.6-2.9 (2.7); Wpron: 3.1-3.5 (3.3); Lteg: 2.1-2.8 (2.4); Wteg: 1.4-1.6 (1.5); LFIII: 10.5-12 (11.5); LTIII: 9.5-10.2 (10); Lovip: 10.8-12.7 (11.8).

DESCRIPTION

Face dark brown to black, shining, with an indistinct dark greyish part above the epistemal suture, sometimes connected with the large yellow spot under the median ocellus; on each side, a yellow transverse line under the eye and the antennal socket, connected with the yellowish cheek; mouthparts dark brown to black, without distinct median yellow spots or lines, mandibles dark reddish brown in their apical half. Cheeks otherwise with an irregular blackish line near its posterior border. Eyes clear brown. A large black spot behind each eye. Fastigium deeply furrowed, its median part black, its borders yellow, its sides black brown. Median ocellus protruding; lateral ocelli smaller, and closer to each other than to median ocellus. Space between the upper border of the antennal socket, the eye and the fastigium yellow, with a transverse black line at the level of each lateral ocellus. Vertex black brown with six longitudinal yellow lines and a very thin median one. Scapes dark brown, their lareral and upper sides light yellow. Antennae brown with very small yellow rings.

Anterior and posterior margins of the pronotum yellow. Lateral lobes otherwise black with a diffuse clear spot near the anterior angle. Dorsal disc black brown with several longitudinal yellow lines and spots (Fig. 4H). Abdomen dorsally black deeply mottled with yellowish. Ventral side yellowish with a dark brown median line.

Legs light yellow with black brown marks. FI: a dark apical ring, numerous black spots on its whole length often fused on its outer side; two dark lines on its ventral side. FII: almost similar to FI, but with an additional subapical, incomplete dark ting and fewer black spots on the outer side. FIII with an apical and a subapical black rings; an additional black spot on the inner and dorsal sides; inner and dorsal sides otherwise with black spots; outer side stripped with black brown. Tibiae: four distinct dark rings, the two more basal ones (toward the knee) usually connected by a dark line on the dorsal side of the tibiae. Basitarsomeres black, their bases ivory-coloured. Tibiae with respectively two, three and six apical spurs; tibiae II: ventral inner spur the longest, the dorsal inner one being reduced. Tibiae III serrulated over its whole length except between the first subapical spurs.

Male. Subgenital plate elongate, light yellow with a dark conical median line usually not reaching the apex (Fig. 4J). Tegmina light brown, the limit between the dorsal and lateral fields yellow. Venation of right tegmen: dorsal field as in Fig. 4C, the margin between the file and the first cord largely thickened; file with 48-56 teeth (mean number 53, n = 5); lateral field with three to four longitudinal veins. Left tegmen almost similar to the right one, but the inner border with two thick indentations separate or not from the rest of the wing membrane, the inner one third of the tegmen thickened (Fig. 4D).

Male genitalia. Fig. 5A, B. Epiphallic parameres elongate, their apex conical, with numerous long setae on their dorsal sides; inner side with a distal, vertical crest, often subdivided into two or three small lobes, and with a more ventral conical process. Dorsal valves elongate; their apex having the shape of a thin and vertical plate with a dorsal notch. Ectophallic apodemes large, straight and parallel except for their divergent apex. Endophallic apodeme extending largely apart from the endophallic sclerite.

Female. Coloration similar to that of males. Tegmina short, not overlapping (Fig. 4L); their coloration brown, only the base and part of the vein separating the dorsal and the lateral fields marked with yellow. Venation: dorsal and lateral fields with three to five and four to five longitu-

dinal parallel veins respectively. Subgenital plate as in Fig. 5E. Ovipositor usually longer than hindfemora.

Female genitalia. Copulatory papilla not elongate, more or less triangular in shape; a longitudinal crest usually distinct dorsally; apex separate from the rest of the papilla, but not as in *P. bipunctulatus* (compare Figs 5H and 7I).

Juveniles. Coloration similar to that of adults.

Paragryllodes sp. aff. ***makandensis***
(Figs 4M; 5F, I)

MATERIAL EXAMINED. — **French Equatorial Africa.** Mid Congo, high forest of Mayombé, 1937, coll. Aubert de la Rüe (MNHN), 1 ♀.

MEASUREMENTS. — Female: Lpron: 3.1; Wpron: 3.9; Lteg: 2.7; Wteg: 1.8; LFIII: 12.8; LTIII: 11.1; Lovip: 13.9.

This female resembles *P. makandensis* by the size and colour of its tegmina (Fig. 4M), its subgenital plate (Fig. 5F) and its general coloration (including that of the face). It is different however by its larger size (compare the measurements) and its copulatory papilla (apex narrower, dorsal crest only slightly distinct: Fig. 5I).

Paragryllodes sp.
(Fig. 5G, J)

MATERIEL EXAMINED. — **Cameroon.** Lolodorf, XII.1952, coll. A. I. Good (ANSP), 1 ♂. — Bitye, Ja River, dry season (ANSP), VII.1909, 1 ♀; 1949-1950, ii / i (401), coll. J. B.-S, J. D. (ZMC), 1 ♂.

MEASUREMENTS. — Lolodorf male: Lpron: 2.3; Wpron: 3.1; Lteg: 4.1; Wteg: 3.3; LFIII: 10.4; LTIII: 9; stridulatory file: 62 teeth. Other male: Lpron: 2.4; Wpron: 2.9; Lteg: 4; Wteg: 3.3; stridulatory file: 65 teeth (no hind legs). Female: Lpron: 2.6; Wpron: 3.5; LFIII: 11.4; LTIII: 10; Lovip: 11.8 (no tegmina left).

The genitalia of both males resemble those of *P. kessala* (cf. *infra*) by the shape of the epiphallic parameres in lateral view, the base of the epiphallic parameres being however more concave dorsally and the dorsal valves larger; however the epiphallic parameres have a smaller inner crest and a sharper apex in the Lolodorf ♂, while the parameres are globally narrower in the other male. Both males have a subgenital plate similar to that of *P. makandensis*. The coloration of their faces are however different: in the Lolodorf male, the coloration is similar to that of *P. makandensis*, except for the fact that the greyish area is extending down to the epistemal suture; in the other male, the face is highly coloured above the epistemal suture and up toward the median ocellus, including two additional black lines that gather just under the median ocellus.

The female resembles *P. makandensis*, except for the posterior border of its subgenital plate (only slightly bisinuated: Fig. 5G), the coloration of its face (not separate from the epistemal suture) and its copulatory papilla (flatter, without a distinct apex and dorsal crest, and with a basal margin ventrally bisinuated: Fig. 5J).

The status of these specimens is uncertain, as they present both similar and very different features. They may belong to a new species close to *P. kessala*, but additional material would be necessary to estimate intraspecific variation. Also *P. kessala* is known by one male only.

Paragryllodes makokou n. sp.
(Fig. 6C)

TYPE MATERIAL. — Holotype ♂, 3.VII.1989, at night, on a dead trunk not laying on the ground. Paratypes: 5.VII.1989, 1 ♂, at night, on a large dead trunk laying on the ground; 10.VII.1989, 2 ♂ ♂, at night, on a horizontal dead branch not laying on the ground (MNHN).

TYPE LOCALITY. — Gabon, Ogooué Ivindo, 8 km SW Makokou, Plateau of Ipassa, coll. P. Grandcolas.

ETYMOLOGY. — Name of this species according to the locality where it has been collected.

MEASUREMENTS. — Males (n = 4): Lpron: 2.6-2.8 (2.7); Wpron: 3.3-3.5 (3.4); Lteg: 4-4.3 (4.1); Wteg: 3.3-3.6 (3.4); LFIII: 11.4-12.6 (11.6); LTIII: 9.9-10.9 (10.2).

DESCRIPTION

Species very close to *P. makandensis* by its general coloration (including male subgenital plate and tegmina), the face and mandibles darker.

Male. Stridulatory file: 63-64 teeth (n = 2).

Male genitalia. Fig. 6C. Quite similar to those of

P. makandensis (compare Figs 6B and 6C), but the epiphallic parameres somewhat longer and with a thinner apex; their ventral margin concave; their inner crest with a very large dorsal lobe. Ectophallic dorsal valves with a distinct notch at the apex.
Female. Unknown.

Paragryllodes kessala n. sp.
(Figs 4E; 6D)

TYPE MATERIAL. — Holotype ♂, 20.VI.1994, at night, on trunk at 1.50 m high (MNHN).

TYPE LOCALITY. — Gabon, around Kessala, 40 km SE Franceville, rainforest, 400 m north bank of Passa River, coll. L. Desutter-Grandcolas.

ETYMOLOGY. — Name of this species according to the locality where it has been collected.

MEASUREMENTS. — Male (n = 1): Lpron: 2.4; Wpron: 3.2; Lteg: 4; Wteg: 3.1; LFIII: 10.4; LTIII: 9.4.

DESCRIPTION
Species very similar to *P. makandensis*, especially by its coloration. Face and mouthparts somewhat darker, but apex of mandibles more clearly orange, and cheeks less spotted with yellow.
Male. Stridulatory file: 56 teeth (n = 1). Supra-anal plate larger and narrower than in *P. makandensis*. Tegmina somewhat narrower, all the veins strong (Fig. 4E).
Male genitalia. Fig. 6D. Quite similar to those of *P. makandensis* (compare Fig. 6B and Fig. 6D), but the epiphallic parameres very short with a large and ventrally rounded apex; their ventral margin slighrly concave (but less so than in *P. makokou*: compare Figs 6C and 6D); inner crest with a very large dorsal lobe oriented vertically.
Female. Unknown.

Paragryllodes orensis n. sp.
(Fig. 6E)

TYPE MATERIAL. – Holotype ♂, 7.VII.1994, at night, on a partly hollow and cracked vine. Paratype: 10.VII.1994, 1 ♂, at night, on a standing dead trunk (MNHN).

TYPE LOCALITY. — Gabon, Sette Cama, outer part of the lagoon, dry coastal forest on sandy soil, coll. L. Desutter-Grandcolas.

OTHER SPECIMEN EXAMINED. — Same locality, date, collector and habitat as the paratype, 3 juveniles (MNHN).

ETYMOLOGY. — Name of this species according to the near-shore location of the type locality.

MEASUREMENTS. — Males (n = 2): Lpron: 2.2-2.3; Wpron: 2.8-2.9; Lteg: 3.6-3.9; Wteg: 2.9-3.1; LFIII: 9.6-10; LTIII: 8.3.

DESCRIPTION
Species very similar to *P. makandensis*. Face and mouthparts brownish, the area above the epistemal suture and the apex of the mandibles lighter. Tibiae II: dorsal inner apical spur greatly reduced.
Male. Stridulatory file: 59 teeth (n = 1).
Male genitalia. Fig. 6E. Quite similar to those of *P. makandensis* (compare Fig. 6B and E), but the epiphallic parameres with a short and rounded apex; ventral margin almost straight; their inner crest with a wider dorsal lobe, not otiented vertically. Median part of epiphallic sclerite and apex of the ectophallic dorsal valves as in Fig. 6E.
Female. Unknown.

Paragryllodes deleportei n. sp.
(Fig. 6F)

TYPE MATERIAL. — Holotype ♂, 7.XII.1996, plateau forest with Maranthaceae (MNHN).

TYPE LOCALITY. — Congo, Mbomo, near Mboko, coll. P. Deleporte.

ETYMOLOGY. — Species dedicated to P. Deleporte.

MEASUREMENTS. — Male: Lpron: 2.3; Wpron: 2.8; Lteg: 3.8; Wteg: 3; LFIII: 10.5; LTIII: 8.8.

DESCRIPTION
Species very similar to *P. makandensis* except for the following characters of male genitalia (female unknown). Face and mouthparts dark brown with diffuse greyish or yellowish spots.
Male. Stridulatory file: 55 teeth.
Male genitalia. In dorsal view, apex and inner crest of the epiphallic parameres thinner. In late-

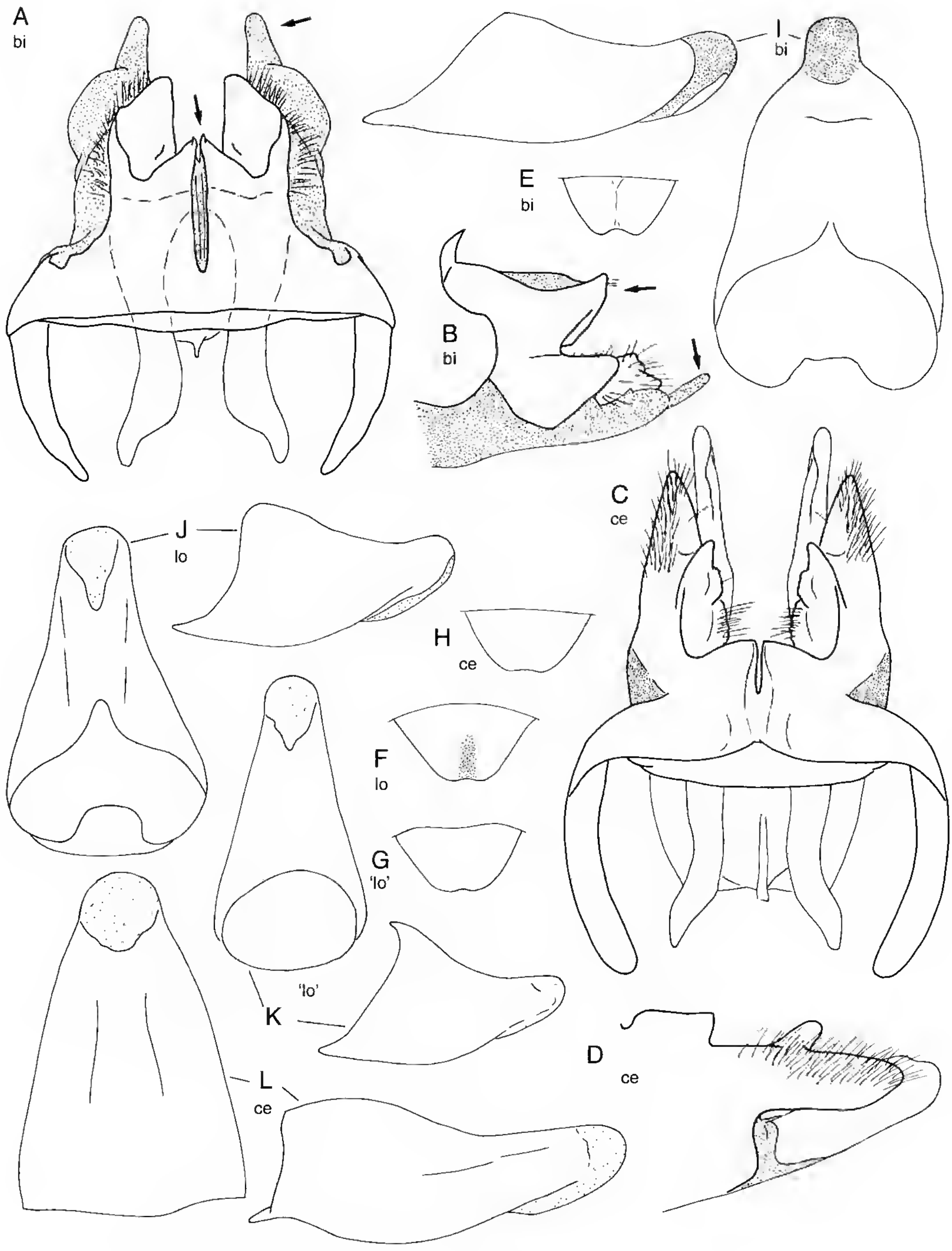


FIG. 7. – Male genitalia in dorsal (A, C) and lateral (B, D) view, female subgenital plate (E-H) and female copulatory papilla (I-L) of: *P. bipunctatus* n. sp. (bi), *P. centralis* n. sp. (ce), *P. longixiphus* n. sp. (lo) and *Paragryllodes* sp. affinis *longixiphus* ('lo'). Scale bars: female copulatory papilla: scale as in Fig. 2J-N; male genitalia: scale as in Fig. 3; female subgenital plate: scale as in Fig. 4.

ral view (Fig. 6F), epiphallic parameres not wide as in *P. makandensis*, nor rounded as in *P. kessala* and *P. orensis*; their ventral margin not as concave as in *P. makokou*.
Female. Unknown.

Paragryllodes bipunctatus n. sp.
(Figs 4F, K, N; 7A, B, E, I)

TYPE MATERIAL. — Holotype ♂, 11.VI.1994, at night, on a trunk at 2 m high; 3.VI.1994, Allotype ♀, at night, at 1.80 m high on a trunk. Paratypes: 29.V.1994, 1 ♂, at night, at 1.80 m high on a trunk; 30.V.1994, 1 ♂, at night, at 1.20 m high on a trunk; 4.VI.1994, 1 ♂, at night, at 1.80 m high on a trunk; 4.VI.1994, 1 ♀, at night, on a dead trunk partly laying on the ground; 8.VI.1994, 1 ♂, by day, on a trunk with the bark partially raised (MNHN).

TYPE LOCALITY. — Gabon, Ogooué Offoué, La Makandé, coll. L. Desutter-Grandcolas.

OTHER MATERIAL EXAMINED. — Same locality and collector as the holotype: 30.V.1994, 1 juvenile, at night, on the ground on dead branches; 30.V.1994, 1 juvenile, at night, at 1.50 m high on a trunk; 1.VI.1994, 1 juvenile, by day, behind a termite nest on a trunk; 10.VI.1994, 1 juvenile, at night, flooded forest, on a trunk (MNHN).

ETYMOLOGY. — Species named according to the colour of its face.

MEASUREMENTS. — Males (n = 3): Lpron: 2.2-2.4 (2.3); Wpron: 3.1-3.3 (3.2); Lteg: 3.7-4 (3.8); Wteg: 3.3-3.4 (3.3); LFIII: 10.7-10.9 (10.8); LTIII: 8.6-9.7 (9). Females (n=2): Lpron: 2.8-3; Wpron: 3.6-4; Lteg: 2.4-2.5; Wteg: 1.5-1.6; LFIII: 12.8-13.3; LTIII: 10.2-11; Lovip: 12.9-13.8.

DESCRIPTION
Species resembling *P. makandensis* but easily recognisable by the following characters: mouthparts brown, except for two transverse yellow spots under the epistemal suture and more or less extended on the base of the mandibles.
Male. Subgenital plate shorter and wider than in *P. makandensis*, and entirely of a clear yellow (Fig. 4K). Male tegmina: dorsal fields more rectangular in shape (compare figs 4C and 4F); their coloration lighter, especially on the whole margin; margin largely thickened, except along the lateral field. Stridulatory file: 44-50 teeth (n = 2).
Male genitalia. Fig. 7A, B. Epiphallic parameres short and without a distinct inner crest. Median part of the epiphallic sclerite largely developed as two large and vertical cones. Ectophallic dorsal valves short, their apex rounded and narrow, and sclerotinized only ventrally. Endophallic apodeme extremely short and reduced.
Female. Subgenital plate shorter, but of the same colour than that of *P. makandensis* (Fig. 7E). Tegmina: upper margin of the lateral field, a fleck at the base of the dorsal field, the margin and part of the dorsal field yellow (Fig. 4N).
Female genitalia. Fig. 7I. Copulatory papilla more rectangular than triangular in shape, and without a longitudinal dorsal crest; its apex well separate from the rest of the papilla; its ventral, basal margin subdivided by a variably wide, median furrow.
Juveniles. Recognisable by the two yellow spots below the epistemal suture.

Paragryllodes longixiphus n. sp.
(Figs 4O; 7F, J)

TYPE MATERIAL. — Holotype ♀, 19.VII.1989, at night, on a dead trunk not laying on the ground (MNHN).

TYPE LOCALITY. — Gabon, Ogooué Ivindo, 8 km SW Makokou, Plateau of Ipassa, coll. P. Grandcolas.

OTHER MATERIAL EXAMINED. — **Central African Republic.** Salo, 40 km S Nola, W Sangha, rainforest, 3.VI.1995, coll. L. Desutter-Grandcolas (MNHN), 1 ♀, at night, on a trunk with cavities at its base and surrounded by vines.

ETYMOLOGY. — Species named according to the length of the ovipositor of the female.

MEASUREMENTS. — Female holotype: Lpron: 3.1; Wpron: 3.8; Lteg: 3.2; Wteg: 1.8; Lovip: 17.9. Additional female: Lpron: 2.9; Wpron: 3.7; Lteg: 3.2; Wteg: 1.3; LFIII: 12.6; LTIII: 10.3; Lovip: 16.7.

DESCRIPTION
Species similar to the preceding, from which it can be separated by the following features: face as in *P. makandensis*, but the grey surface above the epistemal suture here yellow and extended up to the yellow spot under the median ocellus; four additional small black dots in a row above the

epistemal suture, the suture itself bordered with dark brown; upper margin of the labrum, under the epistemal suture, continuously bordered with yellow (compare with *P. bipunctatus* and *P. centralis*). Tibiae II: dorsal inner apical spur greatly reduced (lacking ?). Hindlegs missing.

Female. Tegmina quite long (see measurements); their coloration brown, some of the veins of the dorsal field with yellow flecks; vein separating the dorsal and lateral fields yellow and entirely bordered with yellow on its outer margin (Fig. 4O). Subgenital plate light yellow, its apex spotted with light brown (Fig. 7F). Ovipositor very long.

Female genitalia. Fig. 7J. Copulatory papilla triangular in shape, thus resembling that of *P. makandensis*, but its base narrower and the apex narrow on nearly half the total length of the papilla.

Male. Unknown.

Paragryllodes sp. aff. *longixiphus*
(Figs 4P; 7G, K)

MATERIAL EXAMINED. — **Gabon.** Bas Ogooué (MNHN), 1 ♀ (female type of *P. fuscifrons* Chopard, 1934).

MEASUREMENTS. — Female: Lpron: 2.8; Wpron: 3.6; Lteg: 3.3; Wteg: 1.6; LFIII: 10.9; LTIII: 9.4; Lovip: 15.

DESCRIPTION

This female resembles *P. longixiphus* by the following characters: ovipositor very long, much longer than the hindfemora, apex of the copulatory papilla narrow on about half the length of the papilla (Fig. 7K), tegmina long with a large yellow band on the upper margin of the lateral field (Fig. 4P), subgenital plate not short (Fig. 7G).

Several differences exist however between this female and the females of *P. longixiphus*, namely the colour of the subgenital plate (entirely light yellow), of the tegmina (no distinct rows of yellow spots between the veins of the dorsal field, space between the first two veins of the lateral field entirely yellow) and of the face (an additional longitudinal dark spot above the epistemal suture), and the base of the copulatory papilla (with round margins).

Paragryllodes centralis n. sp.
(Figs 4G, Q; 7C, D, H, L)

TYPE MATERIAL. — Holotype ♂, 22.III.1995, at night, on a dead trunk laying at 1.50 m from the ground. Allotype ♀, *id.* (MNHN).

TYPE LOCALITY. — Central African Republic, 110 km W Mbaiki, Bambio, W Lobaye, semi-deciduous forest, coll. L. Desutter-Grandcolas.

OTHER MATERIAL EXAMINED. — Same locality, date and collector as the holotype: 2 juveniles (collected with the allotype); 1 juvenile, at night, on a trunk with a termite nest (MNHN).

ETYMOLOGY. — Species named according to its distribution in Africa.

MEASUREMENTS. — Male: Lpron: 2.1; Wpron: 2.6; Lteg: 3.8; Wteg: 3; LFIII: 9.8; LTIII: 8. Female: Lpron: 2.6; Wpron: 3.3; Lteg: 2.4; Wteg: 1.4; LFIII: 11.4; LTIII: 9.9; Lovip: 12.4.

DESCRIPTION

Species resembling *P. longixiphus*, but with the following characteristics. Face: transverse yellow line under the epistemal suture subdivided into three spots, two long, lateral ones, and one rounded, median one; median yellow part of the face not directly connected to the yellow spot under the median ocellus, but surrounded by two longitudinal black lines.

Male. Subgenital plate as in *P. makandensis*. Tegmina (Fig. 4G): space between the first two longitudinal veins of the lateral field entirely yellow; inner margin of dorsal field largely thickened; left tegmen with two deep lateral indentations, the basal one much larger. Male stridulatory file with about 60 teeth (n = 1).

Male genitalia. Fig. 7C, D. Similar to those of *P. makandensis*, but of smaller size; inner crest of the epiphallic parameres smaller and higher; epiphallic parameres narrower in lateral view, their ventral margin straight; ectophallic dorsal valves smaller.

Female. Subgenital plate entirely light yellow (Fig. 7H). Tegmina as in Fig. 4Q: vein separating the dorsal and lateral fields yellow at its base and apex; yellow areas on the base and apex of the tegmina, and near the inner border. Ovipositor only slightly longer than the hindfemora.

Female genitalia. Fig. 7L. Copulatory papilla resembling that of *P. makandensis*, but the apex larger in dorsal view and much thinnet in lateral view; median dorsal crest only slightly visible.

Juveniles. Coloration similar to that of the adults.

Keys to *Paragryllodes* species from Western and Central Africa

As several species ate known by one sex only, separate keys are proposed here for males and females.

Key for males (except *P. longixiphus*)

1a. Subgenital plate entirely light yellow and relatively latge and small (Fig. 4K). Mouthparts: two yellow longitudinal spots under the epistemal suture. Genitalia: apex of ectophallic dorsal valves sttaight and very narrow (Fig. 7B) .... *P. bipunctatus* n. sp.

1b. Subgenital plate decidedly longer and not uniformly coloured 2

2a. Subgenital plate brownish bordered with yellowish except at its base. Genitalia: apex of dorsal valves narrow and bent upwards (Fig. 5D) .... *P. pictus* Chopard, 1958

2b. Subgenital plate yellowish with a median conical black line on almost its whole length. Genitalia: apex of ectophallic dorsal valves not so different from the base 3

3a. Mouthpatts: upper margin of the labrum, under the epistemal sutute, yellow, subdivided into two lateral, longitudinal yellow lines and one median smaller spot. Face yellowish with fout small black dots in a row; this yellow area sepatated from the yellow spot under the median ocellus by two black lines .... *P. centralis* n. sp.

3b. Mouthparts and face btownish, without distinct yellow spots or line (except may be *P. optimus*: Gotochov 1996, fig. 141) 4

4a Subgenital plate: median datk line much larget at its base than at its apex, and abruptly natrowed towatd the apex (Fig. 4I). Genitalia: epiphallic parametes and ectophallic dorsal valves very shott (Fig. 5B). Species originating from Western Africa .... *P. fuscifrons* Chopard, 1934

4b. Subgenital plate: median dark line regulatly narrowed toward the apex (Fig. 4J). Genitalia: epiphallic parameres and ectophallic dorsal valves longer (Fig. 6). Species originating from Central Africa (except *P.* optimus) 5

5a. Genitalia: dotsal valves widely diverging from each other and bent downward (Gorochov 1996, fig. 139). Species originating from Nigeria .... *P. optimus* Gorochov, 1996

5b. Genitalia: dorsal valves not or only slightly diverging, and not bent downwatd 6

6a. Genitalia: epiphallic parameres very large in lateral view (Fig. 6B) .... *P. makandensis* n. sp.

6b. Genitalia: epiphallic parameres different 7

7a. Genitalia: epiphallic parameres sharp-pointed at the apex, their ventral margin concave in lateral view 8

7b. Genitalia: apex of the epiphallic parameres decidedly more rounded, their ventral margin less concave or straight in lateral view 9

8a. Genitalia as in Fig. 6C. Species originating from Gabon .... *P. makokou* n. sp.

8b. Genitalia as in Fig. 6F. Species originating from Congo .... *P. deleportei* n. sp.
9a. Genitalia as in Fig. 6D. Species originating from Gabon .... *P. kessala* n. sp.

9b. Genitalia as in Fig. 6E. Species originating from Gabon .... *P. orensis* n. sp.

Key for females (except *P. fuscifrons*, *P. pictus*, *P. makokou*, *P. kessala*, *P. orensis*, *P. deleportei*, *P. optimus*)

1a. Subgenital plate light yellow with a large, apical brown spot. Copulatory papilla triangular in shape, the apex narrow on about half the length of the papilla (Fig. 7J). Ovipositor very long (more than 17 mm in the specimens examined). Mouthparts: a continuous yellow line under the epistemal suture .... *P. longixiphus* n. sp.

1b. Subgenital plate entirely light yellow. Ovipositor smaller (less than 14 mm in the specimens examined). Copulatory papilla and mouthparts different 2

2a. Copulatory papilla more quadrangular than triangular in shape, the apex very narrow; no distinct median dorsal crest (Fig. 7I). Subgenital plate short (Fig. 7E). Mouthparts: two longitudinal yellow spots under the epistemal suture .... *P. bipunctatus* n. sp.

2b. Copulatory papilla triangular in shape, the apex much larger; a distinct median dorsal crest present (Figs 5H, 7L). Subgenital plate longer (Figs 5E, 7H). Mouthparts different 3

3a. Face brown or greyish above the epistemal suture. Mouthparts with no distinct yellow spots. Tegmina brown, only the base of the dorsal field and the base of the vein separating the dorsal and lateral fields yellowish (Fig. 4L) .... *P. makandensis* n. sp.

3b. Face yellowish above the epistemal suture, with two distinct black lines under the median ocellus. Mouthparts with three yellow spots under the epistemal suture. Tegmina: vein separating the dorsal and lateral fields entirely bordered with yellow, except in its median length (Fig. 4Q) .... *P. centralis* n. sp.

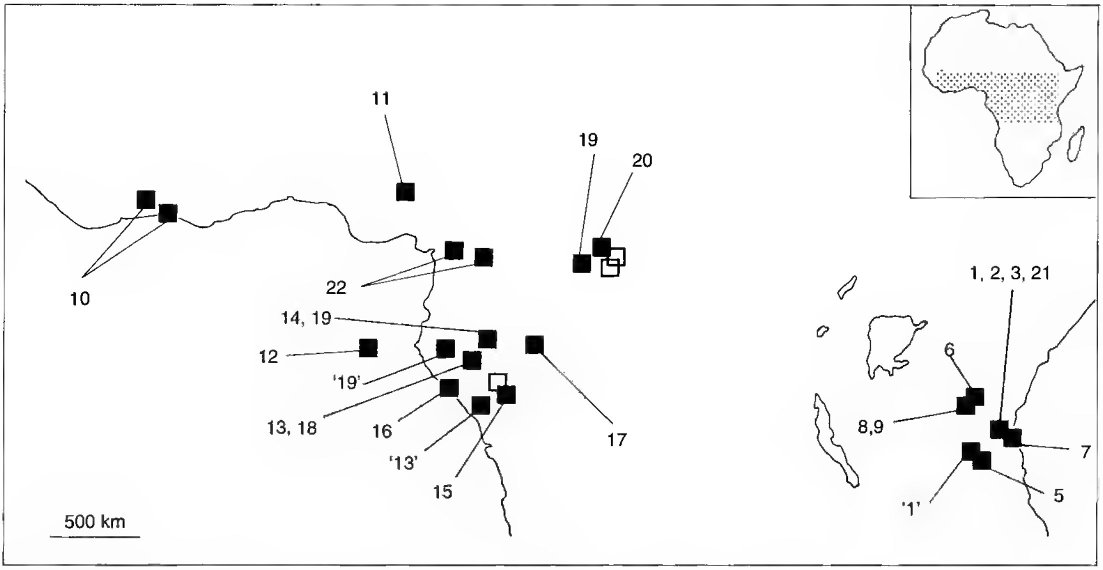


FIG. 8. – Distribution map of *Paragryllodes* species in tropical Africa. Symboles: **1**, *P. borgerti*; **'1'**, *P. borgerti* (?); **2**, *P. minor*, **3**, *P. dissimilis*; **4**, *P. unicolor*, 5, *P. campanella*; **6**, *P. kenyanus*; **7**, *P. pyrrhopterus*; **8**, *P. silvaepluvialis*; **9**, *P. affinis*; **10**, *P. fuscifrons*; **11**, *P. optimus*; **12**, *P. pictus*; **13**, *P.makendensis*; **'13'**, *Paragryllodes* sp. aff. *makendensis*; **14**, *P. makokou*; **15**, *P. kessala*; **16**, *P. orensis*; **17**, *P. deleportei*; **18**, *P. bipunctatus*; **19**, *P. longixiphus*; **'19'**, *Paragryllodes* sp. aff. *longixiphus*; **20**, *P. centralis*; **21**, *Paragryllodes* sp.; **22**, *Paragryllodes* sp.; **9**, location where no *Paragryllodes* could be found.

LIFE HABITS

Information on the life habits of *Paragryllodes* species are very scarce, probably because these insects are nocturnal, live in forests and are not attracted by light. *Paragryllodes* species are thus not mentioned in the few papers dealing with African cricket communities (Paulian 1947; Chiffaud 1981) and no biological information exists in taxonomic papers dealing with this genus. Bhowmik (1970) studied the cricket fauna of the great Nicobar Island (India) and described the life habits of *Paragryllodes anjani* Bhowmik, 1970: " This species is found in the Campbell Bay forest where they are a very big wild type of trees with several vertices from the root. These vertices are usually at a height of six to seven feet from ground and extend up to long distances which are meant for additional support of the trees. These insects were always found hovering over on or around these vertices. They are good jumpers and even by slightest disturbance they take shelter in the holes of ground protected by the vertices. Rarely the insects were seen hovering over a fallen tree or branch, but it was very difficult to approach them". Desutter-Grandcolas (1995) used these data to preliminarily define *Paragryllodes* species as dendrophilous, hiding in cavities at ground level (D, CG). The data presented here are the first direct and precise information on the life habits of the African species of the genus.

My observations in Central and Eastern Africa confirmed that *Paragryllodes* species are nocturnal and forest-dwelling, even though not all types of forests proved to be occupied (cf. *infra*). Most specimens were actually collected in forest and during the night. Exceptions concern ten specimens collected in forest but during the day, mostly in refuge habitat, and 31 specimens found in Eastern Africa on track (one specimen) or ground slopes. Bear ground surfaces, and especially high track borders, are however very attractive to crickets, especially phalangopsids, gryllids and nemobiines, as observed in Africa, but also in New Caledonia and the neotropics (Desutter-Grandcolas pers. obs.). Males may use these places as singing positions, as repeatedly

TABLE 1. – Observations on the nocturnal habitats of *Paragryllodes* sp. Abbreviations: in dead trunks and branches: **G**, dead trunk on the ground; **AG**, dead trunk above ground level; **S**, sloping dead trunk partly on the ground and above; **ST**: hollow dead standing tree. On standing trees: **UB**, under raised bark; **T**, trunk with termite nest; **C**, trunk with cavities at the level of the roofs, on the trunk, and/or at the level of termite nest; **D**, dead wood near the trunk or at its base; **V**, large, plicated vine on the trunk. On vines: abbreviations similar to those used for standing and dead trees categories, **C** referring here to hollow vines. (1) According to Desutter-Grandcolas (1998b).

At night	On standing trees	Dead trunks and branches	On root	On vines	Between rocks	Track, ground slopes (forest)	ground slopes (unforested areas)
P. borgerti		1 ♂ 1 ♀: S				4 ♂ ♂, 2 ♀ ♀	7 ♂ ♂, 8 ♀ ♀
P. borgerti (?)	1 ♂ 1 J: UB				1 ♀	1 ♀	1 ♂, 1 ♀
P. minor		3 ♂ ♂: ST					
P. dissimilis		1 ♀: ST					
Paragryllodes sp.		1 ♀: S				1 ♀	1 ♂, 2 ♀ ♀
P. unicolor		1 ♂: S / 1 ♂, 2 ♀ ♀: ST				2 ♀ ♀	1 ♀
P. campanella (1)	1 ♂, 1 ♀ / 1 ♂, 2 ♀ ♀ (CD) 1 ♀ (D)						
P. makendensis	1 ♂, 1 ♀, 1 J 1 ♀ (TD), 1 ♀ (T), 1 ♀, 6 J (TC), 1 ♂, 1 J (D), 1 ♀ (CD) 1 J (TCD), 1 ♂, 1 J (C) 1 ♂, 1 ♀, 1 J (TCV)	3 ♂ ♂, 6 ♀ ♀, 3 J: AG 3 ♂ ♂, 3 J: S 1 ♀: G 1 J: ST	2 J, 1 J (CD)	2J, 1J (S) 1 ♂ (C), 2J (D)			
P. makokou		3 ♂ ♂: AG, 1 ♂: G					
P. kessala	1 ♂						
P. orensis		1 ♂, 3 J: ST		1 ♂ (C)			
P. bipunctatus	5 ♂ ♂, 1 ♀, 3 J	1 ♀: S / 1 J: G					
P. longixiphus	1 ♀ (CV)	1 ♀: S					
P. centralis	1 J (T)	1 ♂, 1 ♀, 2 J: S					

observed for *Ectecous* males in Brazil (Desutter-Grandcolas in prep.). The presence of hiding holes near or under small tree roots may also explain that of cavicolous crickets.

Paragryllodes individuals were mostly collected during their activity period on arboreal structures: none were found in the leaf litter or on plant leaves, which reveals dendrophilous habits. According to my observations (Table 1), both standing trees and dead trunks, either on the ground or above ground level, are used (51 versus 46 collected specimens, i.e. 39.5% and 35.7% of collected specimens respectively). The presence of dead wood could be significant for the choice of habitat: 55 specimens have been collected on or near dead wood, i.e. 42.6%. Conversely *Paragryllodes* does not seem to particularly select trees or trunks with termite nests (16 specimens, i.e. 12.4%) or cavities (15 specimens, i.e. 11.6%). The availability of such structures on trees were however hard to estimate in the natural environment, owing to scale effect.

The refuge, diurnal habitat of *Paragryllodes* species is more difficult to define, as few specimens were encountered during the day (Table 2): these were collected behind a termite nest on a trunk, or at a cavity border on a trunk, or under raised bark, or on the lower surface of a dead horizontal trunk; one *P. borgerti* (?) female was also encountered in a small cavity delimited by two rocks in Tanzania. According to the habitat categories defined by Desutter-Grandcolas (1995), the refuge habitat of these *Paragryllodes* species could thus be tentatively defined as cavities above ground level. As mentioned above, Bhowmik (1970) indicated that disturbed *Paragryllodes anjani* sheltered in ground cavities at the base of tree roots. This was not confirmed with African *Paragryllodes* species and could reveal heterogeneous life habits among *Paragryllodes* species.

TABLE 2. – Observations on the diurnal habitats of *Paragryllodes* sp.

By day	On standing trunk	Dead trunks and branches
P. makendensis	1 ♀ (near cavity on trunk)	3 ♂ ♂, 3 ♀ ♀, 1 J: AG, on lower side of trunk, not under bark
P. bipunctatus	1 ♂: under bark 1 J: behind a termite nest	

Habitat characterisation of *Paragryllodes* species by Desutter-Grandcolas (1995) should anyhow be modified into "dendrophilous, hiding during the day in cavities at ground level (Indian species) or above ground (African species)".

To confirm the preceding observations, no *Paragryllodes* was found when large ground cavities, large enough for human to stand inside, were investigated for crickets. Similarly, no *Paragryllodes* has ever been mentioned from caves or large ground holes of Western and Central Africa (Villiers 1971), although these places sheltered many other Phalangopsidae (*Homoeogryllus* and mostly *Phaeophilacris* species). This may confirm that cavernicolous habits may be expected only in straminicolous or dendrophilous crickets which usually hide during the day in cavities at ground level, and not in cavities above ground: this hypothesis about the pre-adaptation to troglobitic evolution had been proposed for the Central American phalangopsids Amphiacustae (Desutter-Grandcolas 1993; 1997b), but could reveal of a much larger significance at least in crickets (Desutter-Grandcolas 1998a).

Concerning the geographic distributions (Fig. 8), *Paragryllodes* is presently known from Western Africa (Ivory Coast, Nigeria), Central Africa (Cameroon, Equatorial Guinea, Central African Republic, Gabon, Congo) and Eastern Africa (Kenya, Tanzania). Such a distribution may signify that this genus exists in fact through the whole forested Africa south of the Sahara, and consequently imply that the distribution of this taxon is very imperfectly known today. This should be tempered however by the following observations. Several types of forests were sampled for *Paragryllodes* in Central (RCA, Gabon) and Eastern Africa (Tanzania). In Central Africa, *Paragryllodes* was found only in large patches of forests: at Franceville (Gabon) and N'Goto (RCA), no *Paragryllodes* was encountered in gallery forests, although it was present in large forests nearby and although the gallery forests were intensively sampled. In Eastern Africa, *Paragryllodes borgerti* has been found both in rainforest and in a gallery forest located on a slope. Other phalangopsid genera, such as *Phaeophilacris*, *Homoeogryllus* (RCA, Gabon) and less constantly *Larandeicus* (RCA), are present both in gallery forests and large forests (Desutter-Grandcolas pers. obs.). These differences in distribution may reveal differences in the ecological preferences of these forest-dwelling taxa. No explanation, either historical or ecological, can be given however for the moment.

Acknowledgements

Fieldwork was supported by the program "Origine de la diversité biologique dans les principaux bassins d'Afrique centrale: une analyse phylogénétique" (University of Rennes I, EC), and partly achieved during a Research Associate program at the Sokoine University of Morogoro (Tanzania).

I am indebted to R. Machangu and R. Sabouni for their help in Tanzania, A. Renaut (CIMRF), P. and M. Bureau, A. Great (WWF) and the staff of La Makandé field station for facilities in my field work in Gabon, and to the ECOFAC staff for facilities in RCA.

I thank D. Otte (ANSP) and H. Enghoff (ZMC) for loan of material, S. Ingrisch and W.A. Naessig (SM) for locating and examining the type material of *P. borgerti*, and S. Ingrisch and A. P. Kaltenbach for their help in improving the manuscript.

REFERENCES

Alexander R. D. 1960. — Sound communication in Orthoptera and Cicadidae: 38-92, *in* Lanyon W .E. & Tavolga W. N. (eds), *Animal Sounds and*

Communication. American Institute of Biological Sciences publication, Washington, D.C.

Alexander R. D. 1962. — Evolutionary change in cricket acoustical communication. *Evolution* 16: 443-467.

Alexander R. D. 1967. — Acoustical communication in Arthropods. *Annual Review of Entomolology* 12: 495-526.

Bailey W. J. 1991. — *Acoustic Behaviour of Insects. An Evolutionary Perspective.* Chapman and Hall, London, 225 p.

Barr T. C. 1968. — Cave ecology and evolution of troglobites. *Evolutionary Biology* 2: 35-102.

Bhowmik H. K. 1970. — The Gryllid fauna (Orthoptera: Insecta) of the Great Nicober (*sic*) island, India. *Journal of the Zoological Society of India* 22: 69-86.

Chiffaud J. 1981. — *Contribution à l'étude des grillons tropicaux: le peuplement de Lamto (Moyenne Côte-d'Ivoire).* Thèse de 3[ème] cycle, Université Paris XI, Orsay, France, 93 p.

Chopard L. 1928. — Revision of Indian Gryllidae. *Records of the Indian Museum* 30: 1-36.

Chopard L. 1934. — Catalogues raisonnés de la faune entomologique du Congo belge. Orthoptères - Gryllides. *Annales du Musée du Congo belge Tervueren (Belgique), Zoologie*, série 3, section II, Tome IV, Fascicule 1 : 1-88.

Chopard L. 1958. — Mission du Muséum dans les îles du Golfe de Guinée, VI : Orthoptéroïdes. *Bulletin de la Société entomologique de France* 63 : 73-86.

Chopard L. 1968. — Pars 12. Fam Gryllidae: Subfam. Mogoplistinae, Myrmecophilinae, Scleropterinae, Cachoplistinae, Pteroplistinae, Pentacentrinae, Phalangopsinae, Trigonidiinae, Eneopterinae. Fam. Oecanthidae, Gryllotalpidae: 215-500, *in* Beier M. (ed.), *Orthopterorum catalogus.* Dr W. Junk N.V.'s Gravenhage, The Hague.

Chopard L. 1969. — L'évolution des *Phaeophilacris* cavernicoles (Orth. Grylloidea). *Annales de la Société entomologique de France*, nouvelle série, 5 : 95-108.

Desutter L. 1987. — Structure et évolution du complexe phallique des Gryllidea (Orthoptera) et classification des genres néotropicaux de Grylloidea. 1[ère] partie. *Annales de la Société entomologique de France*, nouvelle série, 23 : 213-239.

Desutter L. 1990. — *Étude phylogénétique, biogéographique et écologique des Grylloidea néotropicaux (Insectes, Orthoptères).* Thèse de Doctorat, Université Paris XI, Orsay, France, 347 p.

Desutter-Grandcolas L. 1993. — The cricket fauna of Chiapanecan caves (Mexico): systematics, phylogeny and the evolution of troglobitic life (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae, Luzarinae). *International Journal of Speleology* 22: 1-82.

Desutter-Grandcolas L. 1994. — Test phylogénétique de l'adaptation à la vie troglobie chez des grillons (Insecta, Orthoptera, Grylloidea). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, série III, Sciences de la vie 317: 907-912.

Desutter-Grandcolas L. 1995. — Toward the knowledge of the evolutionary biology of phalangopsid crickets (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae): data, questions and scenarios. *Journal of Orthoptera Research* 4: 163-175.

Desutter-Grandcolas L. 1997a. — A phylogenetic analysis of the evolution of the stridulatory apparatus in true crickets (Orthoptera, Grylloidea). *Cladistics* 13:101-108.

Desutter-Grandcolas L. 1997b. — Acoustic communication in crickets (Orthoptera: Grylloidea): a model of regressive evolution revisited using phylogeny, *in* Grandcolas P. (ed), The origin of biodiversity in insects: phylogenetic tests of evolutionary scenarios. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 173: 183-202.

Desutter-Grandcolas L. 1997c. — Studies in cave life evolution: a rationale for future theoretical developments using phylogenetic inference. *Journal of zoological Systematics and Evolutionary Research* 35: 23-31.

Desutter-Grandcolas L. 1998a. — Grylloidea : 989-1001, *in* Juberthie C. & Decu V. (eds), *Encyclopedia biospeléologica*, tome II. Société de Biospéologie, Moulis and Bucarest.

Desutter-Grandcolas L. 1998b. — Pulse duration and the effectiveness of acoustic communication in crickets (Orthoptera: Grylloidea): the case of *Paragryllodes campanella* n. sp. (Phalangopsidae). *Annales de la Société entomologique de France*, nouvelle série, 4 : 407-418.

Eldredge N. & Cracraft J. 1980. — *Phylogenetic Patterns and the Evolutionary Process. Method and Theory in Comparative Biology.* Columbia University Press, New York, 349 p.

Gorochov A. V. 1996. — New and little known crickets from the collection of the Humbolt University and some other collections (Orthoptera: Grylloidea). Part 2. *Zoosystema Rossica* 5: 29-90.

Gould S. J. & Vrba E. S. 1982. — Exaptation: a missing term in the science of form. *Paleobiology* 8: 4-15.

Grandcolas P., Deleporte P. & Desutter-Grandcolas L. 1994. — Why to use phylogeny in comparative ecology ?. *Acta oecologica* 15: 661-673.

Howarth F. G. 1987. — The evolution of non-relictual tropical troglobites. *International Journal of Speleology* 16: 1-16.

Juberthie C. 1984. — La colonisation du milieu souterrain ; théories et méthodes, relations avec la spéciation et l'évolution souterraine. *Mémoires de Biospéologie* 11: 65-102.

Kaltenbach A. 1982. — Vorarbeiten für eine Revision der Phalangopsidae der äthiopischen Faunenregion (Saltatoria - Grylloidea). 1. Neue Arten der Gattung *Paragryllodes* Karny. *Sitzungsberichte der*

Österreichischen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch– Naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung I, 191 Band, 5. bis 10, Heft: 241-251.

Karny H. 1909. — Ostafrikanische Orthopteren. Sammelausbeute von A. Borgert, 1904 – 1905. 9. Mitteilung. *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere* 27: 477-480.

Otte D. 1977. — Communication in Orthoptera: 334-361, *in* Sebeok T.A. (ed.), *How Animals Communicate*. Indiana University Press, Bloomington.

Otte D. 1994. — *Orthoptera Species File. I: Crickets (Grylloidea)*. The Orthopterists' Society and the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia, 120 p.

Paulian R. 1947. — *Observations écologiques en forêt de basse Côte-d'Ivoire*. Paul Lechevalier, Paris, 146 p.

Sjöstedt Y. 1910. — 17, Orthoptera. 5: Gryllodea: 91-124, *in* Sjöstedt Y. (ed.), *Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen zoologischen Expedition nach dem Kilimandjaro, dem Meru und den umgebenden Massaisteppen Deutsch-Ostafrikas 1905-1906, 3. Band. Abteilung 15-22*. P. Palmquists, Stockholm.

Vandel A. 1964. — *Biospéologie. La biologie des animaux cavernicoles*. Gauthier-Villars, Paris, 619 p.

Villiers A. 1971. — Essai de mise au point sur la biospéléologie en Afrique occidentale et centrale. *Bulletin de l'Institut français d'Afrique noire* 33: 754-772.

Submitted on 13 October 1998;
accepted on 4 Febuary 1999.

Un nouveau cas de dimorphisme sexuel chez les Schendylidae: *Schendylops virgingordae* (Crabill, 1960), espèce halophile nouvelle pour la Martinique (Myriapoda, Chilopoda, Geophilomorpha)

Luis Alberto PEREIRA
Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n, (1900) La Plata (Argentine)

Pereira L. A. 1999. — Un nouveau cas de dimorphisme sexuel chez les Schendylidae : *Schendylops virgingordae* (Crabill, 1960), espèce halophile nouvelle pour la Martinique (Myriapoda, Chilopoda, Geophilomorpha). *Zoosystema* (21) 3 : 525-533.

RÉSUMÉ
Schendylops virgingordae (Crabill, 1960), qui n'était connu que de l'île Virgin Gorda (îles Vierges britanniques) et du littoral vénézuelien, et seulement par des femelles, est trouvé pour la première fois en Martinique (Antilles françaises), et représenté par le sexe mâle. Les caractères de ce dernier sont décrits, révélant un remarquable dimorphisme sexuel qui se manifeste par la morphologie des antennes. Un rappel des types de dimorphisme observés chez d'autres Schendylidae néotropicaux (*Schendylops pampeanus*, *S. perditus* et *Pectiniunguis argentinensis*) est donné, ainsi que des commentaires sur les géophilomorphes halophiles et leur distribution géographique.

MOTS CLÉS
Chilopoda, Geophilomorpha, *Schendylops*, Martinique, dimorphisme sexuel.

ABSTRACT
A new case of sexual dimorphism in Schendylidae: first record of the halophilous species Schendylops virgingordae *(Crabill, 1960) from Martinique (Myriapoda, Chilopoda, Geophilomorpha).*
Schendylops virgingordae (Crabill, 1960), previously known from Virgin Gorda Island (British Virgin Islands) and Venezuelian coast is now reported from Martinique (French West Indies). The male (up to now unknown) and the remarkable sexual dimorphism observed on the antennae are here described and illustrated. A recapitulation of the other cases of this kind of sexual dimorphism in the Neotropical Schendylidae (*Schendylops pampeanus*, *S. perditus* and *Pectiniunguis argentinensis*) and comments on halophilous centipedes and their geographical distribution are given.

KEY WORDS
Chilopoda, Geophilomorpha, *Schendylops*, Martinique, sexual dimorphism.

INTRODUCTION

Pendant son dernier séjour au Laboratoire de Zoologie (Arthropodes) du MNHN, effectué en octobre-novembre 1995, au titre d'enseignant-chercheur invité, l'auteur, dans le cadre de sa révision de la famille des Schendylidae a eu la surprise de trouver dans la collection de myriapodes indéterminés, un mâle de Géophilomorphe récolté en Martinique qui, au premier abord, semblait devoir être considéré comme appartenant à une espèce inédite, mais qui, après un examen minutieux de l'ensemble des caractères morphologiques, s'est avéré appartenir, sans aucun doute possible, à une espèce connue seulement par deux exemplaires femelles : *Schendylops virgingordae* (Crabill, 1960).

Cette découverte suscite l'intérêt sur deux points :

– l'examen des caractères du mâle de cette espèce décrite par Crabill (1960) puis redécrite par Pereira et Minelli (1993) uniquement sur des femelles, permet non seulement de décrire la morphologie du dernier segment pédifère et des segments terminaux mais met également en évidence un cas de dimorphisme sexuel au niveau des antennes ;

– il s'agit d'une nouvelle localité : la troisième répertoriée à ce jour et qui, comme les précédentes, suggère très fortement le caractère halophile de l'espèce, puisqu'il s'agit d'une plage. Rappelons que la femelle holotype a été récoltée parmi des débris végétaux sur une plage de l'île Virgin Gorda, et que la deuxième femelle, du Venezuela, a été trouvée sur la plage Mero, dans le parc national Morrocoy, dans une zone de mangroves, lagunes et îlots côtiers formés par accumulation de sable, coraux et coquilles de mollusques.

SYSTÉMATIQUE

Schendylops Cook, 1899

DIAGNOSE. — Pleurites des deuxièmes mâchoires non fusionnées au bord post-interne du coxosternite ; griffe

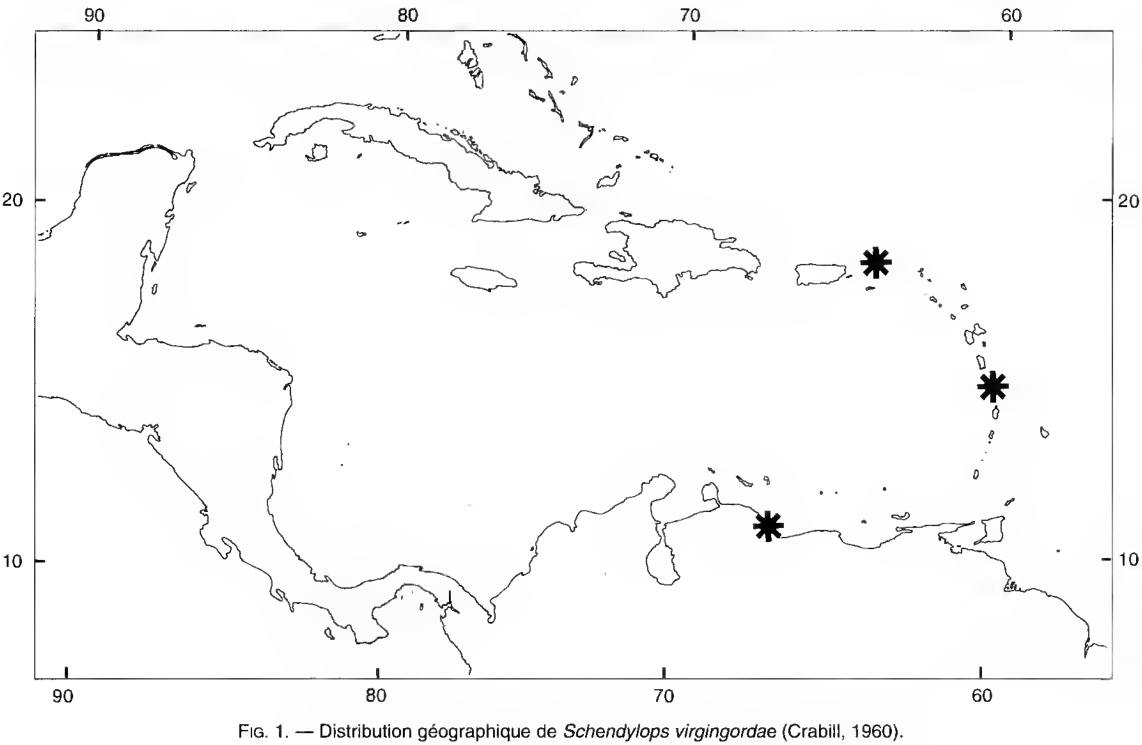


FIG. 1. — Distribution géographique de *Schendylops virgingordae* (Crabill, 1960).

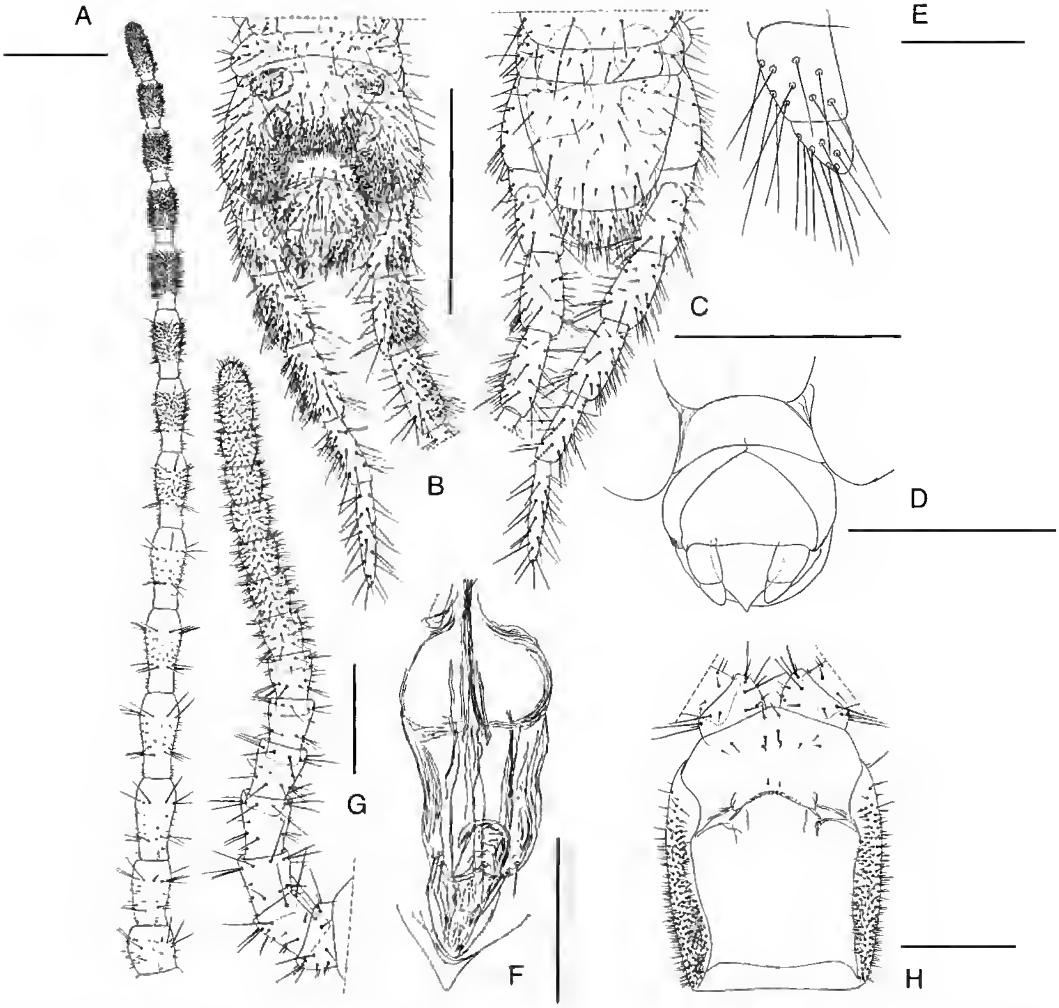


FIG. 2. — A-F, *Schendylops virgingordae* (Crabill, 1960), ♂ du Diamant (Martinique) ; **A**, antenne gauche, vue ventrale ; **B**, dernier segment pédifère et segments terminaux, vue ventrale ; **C**, les mêmes pièces, vue dorsale ; **D**, segments terminaux, vue ventrale ; **E**, gonopode droit, vue ventrale ; **F**, pénis, vue dorsale ; G-H, *Schendylops virgingordae* (Crabill, 1960), ♀ du Parque Nacional Morrocoy (Venezuela) d'après Pereira & Minelli, 1993; **G**, antenne gauche, vue ventrale ; **H**, capsule céphalique, vue ventrale. Échelles : A-C, 0,4 mm ; D, H, G, 0,2 mm ; E, F, 0,05 mm.

(uncus) du télopodite des deuxièmes mâchoires pectinée sur les bords ventral et dorsal. Sternites avec des champs poreux. Coxopleures du dernier segment pédifère avec deux organes coxaux internes de structure simple (« homogènes » au sens de Brölemann et Ribaut 1912). Sept articles à la dernière paire de pattes avec prétarse en petite épine ou en petit tubercule pileux.

DISTRIBUTION. — Région néotropicale (Antilles comprises), région éthiopienne (incluant Madagascar), île Ascencion et Afrique du Nord.

CONTENU. — 62 espèces nominales sont actuellement répertoriées.

Schendylops virgingordae (Crabill, 1960)

Schendylurus virgingordae Crabill, 1960 : 181 [île Vierge Gorda (îles Vierges britanniques) 1 ♀ holotype (déposée à Washington, à l' U.S. Nat. Museum)].
Schendylurus virgingordae – Pereira 1984 : 64 (citation).
Schendylurus virgingordae – Pereira & Minelli 1993 : 115 [(révision de la ♀ holotype et d'un nouveau

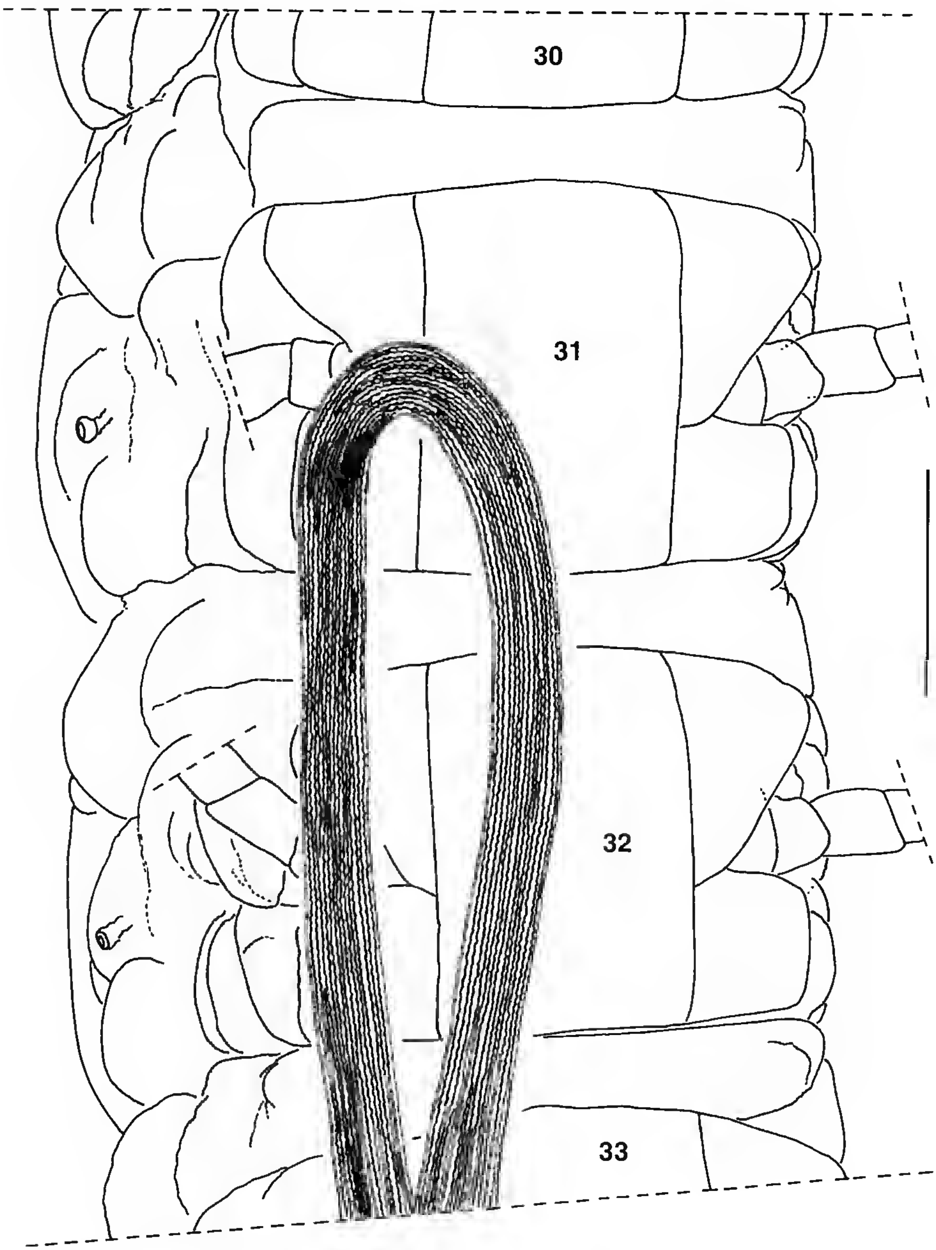


FIG. 3. — *Schendylops virgingordae* (Crabill, 1960), ♂ du Diamant (Martinique): segments pédifères 30 à 33 montrant par transparence des spermatozoïdes mûrs à l'intérieur du corps. Échelle : 0,3 mm.

matériel : Venezuela, Estado de Falcón, Parque nacional Morrocoy, 1 ♀ déposée au Muséum de La Plata (Argentine)].
Schendylops virgingordae-Hoffman & Pereira 1997 : 22 (comb. nov.).

NOUVELLE LOCALITÉ. — **Martinique.** Le Diamant, forêt domaniale, sur la plage, 15-XII-1985, 1 ♂ à 51 paires de pattes, mesurant 30 mm de long. Collection myriapodes du MNHN, code M 330.

NOUVELLE DIAGNOSE. — *S. virgingordae* est la seule espèce du genre qui présente un remarquable caractère apomorphe : la présence, sur les pleurites de la capsule céphalique, de nombreuses petites soies dans les deux sexes.

DESCRIPTION DU MÂLE

Il s'agit bien d'un mâle adulte : sont visibles par transparence (Fig. 3) des spermatozoïdes mûrs à l'intérieur du corps.

Longueur du corps : 30 mm ; largeur maximale : 1 mm. 51 paires de pattes.

Antennes environ 4,8 fois plus longues que la capsule céphalique, atténuées distalement. Antennomère I aussi long que large, antennomères II à XIV nettement plus longs que larges, avec les rapports longueur/largeur égaux à 1,7 sur l'antennomère II, 2 à 2,5 sur les antennomères III à XIII et 3,1 à l'antennomère XIV. Les soies des antennomères I à V/VI sont éparses et de longueurs diverses ; celles des autres antennomères deviennent progressivement plus petites et plus nombreuses apicalement (Fig. 2A).

La morphologie et la chaetotaxie du dernier segment pédifère sont illustrées sur les Figures 2B et C. Les coxopleures sont légèrement saillants ventralement, les soies sont nombreuses au bord distal interne, moins nombreuses et de longueurs inégales ailleurs. Les articles des pattes terminales sont à peine plus larges que ceux des femelles et portent des soies plus nombreuses (Fig. 2B, C).

Aux segments terminaux, le bord postérieur du tergite intermédiaire est faiblement convexe tandis que le bord postérieur du sternite intermédiaire est concave. Le bord postérieur du sternite du segment génital I est faiblement concave médialement (Fig. 2D). Les gonopodes sont biarticulés, chaque article portant neuf à dix soies (Fig. 2B, E).

COMPARAISON AVEC LES FEMELLES

Le mâle se distingue des femelles par la longueur des antennes, la forme des antennomères ainsi que par la morphologie et la chaetotaxie du dernier segment pédifère et des segments terminaux.

Les antennes sont moins longues chez les femelles : elles ne sont que 2,3 à 2,8 fois plus longues que la capsule céphalique ; l'antennomère I est plus large que long ; les antennomères II à XIV sont aussi plus longs que larges mais les rapports longueur/largeur sont différents (1,2 à l'antennomère II, 1,3-1,5 aux III-XIII, 2,4 au XIV). La pilosité est moins dense que chez le mâle (Fig. 2G). Malgré ces différences, il ne fait pas de doute que ce mâle est conspécifique des deux femelles connues. Hormis le nombre de paires de pattes (53 chez les femelles, 51 chez le mâle) et la morphologie des derniers segments, tous les autres caractères concordent, et notamment on retrouve dans les deux sexes le caractère remarquable de la pilosité courte et abondante qui couvre les pleurites céphaliques (Fig. 2H). Pour cette raison, les différences observées au niveau des antennes sont interprétées comme des manifestations de dimorphisme sexuel. En l'absence d'exemplaires juvéniles, on ne peut savoir ce qui se passe dans les jeunes stades, mais, sachant ce qui est observé chez d'autres espèces du genre, il est très probable que ces différences, qui là ne se manifestent qu'au stade adulte, sont des caractères sexuels secondaires.

DISCUSSION

LE DIMORPHISME SEXUEL AU NIVEAU DES ANTENNES

Le dimorphisme sexuel chez les chilopodes a fait l'objet d'un récapitulatif dans l'ouvrage de Lewis (1981). Mais rien n'y est dit sur le dimorphisme sexuel au niveau des antennes de géophilomorphes néotropicaux. Pour J. G. E. Lewis (comm. pers., 1983) il s'agit là de différences liées au mode de rapprochement des sexes.

Le dimorphisme sexuel au niveau des antennes est déjà connu chez quelques espèces, notamment chez les Schendylidae ; il a été signalé par Pereira & Coscarón (1976) et Pereira (1986), chez : *Schendylops pampeanus* (Pereira & Coscarón, 1976), *Schendylops perditus* (Chamberlin, 1914) et *Pectiniunguis argentinensis* Pereira & Coscarón, 1976.

Chez *Schendylops pampeanus*, le dimorphisme concerne la pilosité : les soies très courtes et nombreuses (microchètes) qui recouvrent la plupart des antennomères existent à partir du deuxième chez le mâle, à partir du troisième chez les femelles (Fig. 4A, B). Chez cette espèce, le

TABLEAU 1.— Présence (+) ou absence (-) aux antennes de différences entre les sexes chez quatre espèces de géophilomorphes néotropicaux.

	S. pampeanus	*S. perditus*	*S. virgingordae*	*P. argentinensis*
Pilosité	+	+	+	+
Longueur relative des antennes	–	+	+	–
Largeur relative des antennomères	–	+	+	+

dimorphisme (et donc peut-être la maturité sexuelle) se manifeste chez des jeunes mesurant environ 20 mm de long (la taille des adultes atteint 37 mm chez le mâle, 43 mm chez la femelle) dont le stade n'a pas été déterminé. Certains individus victimes d'accidents présentent des cas de régénération intéressants car ils manifestent une altération du dimorphisme. Ainsi, chez une femelle pourvue d'une antenne complète et d'une autre en régénération, la complète présente une situation normale, les microchètes étant présents à partir du troisième antennomère, tandis que l'incomplète, comme chez les mâles, en présente à partir du deuxième (Fig. 4C).

Chez *Schendylops perditus*, les différences concernent également la pilosité, mais aussi la longueur relative des antennes par rapport à l'écusson céphalique. Ainsi, les antennes sont 4,2 fois plus longues que l'écusson céphalique chez les mâles et seulement 2,6 chez la femelle (Fig. 4D, G). Le premier et le 2ème antennomère ont des poils beaucoup plus longs et plus nombreux chez le mâle que chez la femelle (Fig. 4E, H).

Chez *Pectiniunguis argentinensis*, le dimorphisme affecte la pilosité, mais aussi la forme et la largeur relative des antennomères. Ainsi, du premier au sixième antennomère, les soies sont plus petites et plus nombreuses chez le mâle (Fig. 4K) que chez la femelle (Fig. 4I), notamment sur la face interne du deuxième, qui présente, chez le mâle seulement, une concentration de très nombreuses petites soies (Fig. 4L). En ce qui concerne la forme des antennomères, ils sont relativement un peu plus larges chez les mâles, qui présentent en outre, à l'endroit de la concentration pileuse de la face interne du deuxième antennomère (voir plus haut), une faible concavité (Fig. 4L) ; cet antennomère est parfaitement cylindrique chez la femelle (Fig. 4J).

Il est bien connu que la plupart des caractères morphologiques changent au cours du développement postembryonnaire, et surtout à la dernière mue, d'où la nécessité d'avoir des exemplaires adultes pour pouvoir caractériser correctement les espèces au moment de leur description. Les différences morphologiques entre mâles et femelles au niveau des antennes sont des caractères sexuels secondaires. Par conséquent, on doit disposer d'exemplaires adultes pour les observer et effectuer des descriptions fiables.

Bien que le dimorphisme sexuel antennaire ne soit pas très fréquent chez les géophilomorphes, il est toutefois important de savoir qu'il existe dans ce groupe, car cela pourrait éviter de décrire une même espèce sous deux noms différents ou d'après un seul individu ou un seul sexe.

REMARQUES SUR LES GÉOPHILOMORPHES HALOPHILES

Pereira & Minelli (1993) affirment que la découverte d'une deuxième femelle de *S. virgingordae* sur une plage du Venezuela (après une première trouvée dans l'île Vierge de Gorda), même si elle était inattendue, avait l'intérêt de suggérer son caractère halophile.

Sa présence sur une plage de Martinique renforce cette affirmation, d'autant que l'halophilie n'est pas un phénomène rare chez les géophilomorphes. Ces chilopodes halophiles, qui présentent des aires de répartition assez étendues et disjointes, comme c'est le cas dans d'autres groupes zoologiques, ont fait l'objet de plusieurs publications, notamment par Cloudsley-Thompson (1948), Crabill (1960), Mac Kevan (1983), Shear & Peck (1992), Pereira & Minelli (1993), Pereira & Demange (1997) et Pereira, Foddai & Minelli (1997). Diverses hypothèses ont été avancées pour expliquer la dispersion de ces espèces en des localités éloignées les unes des

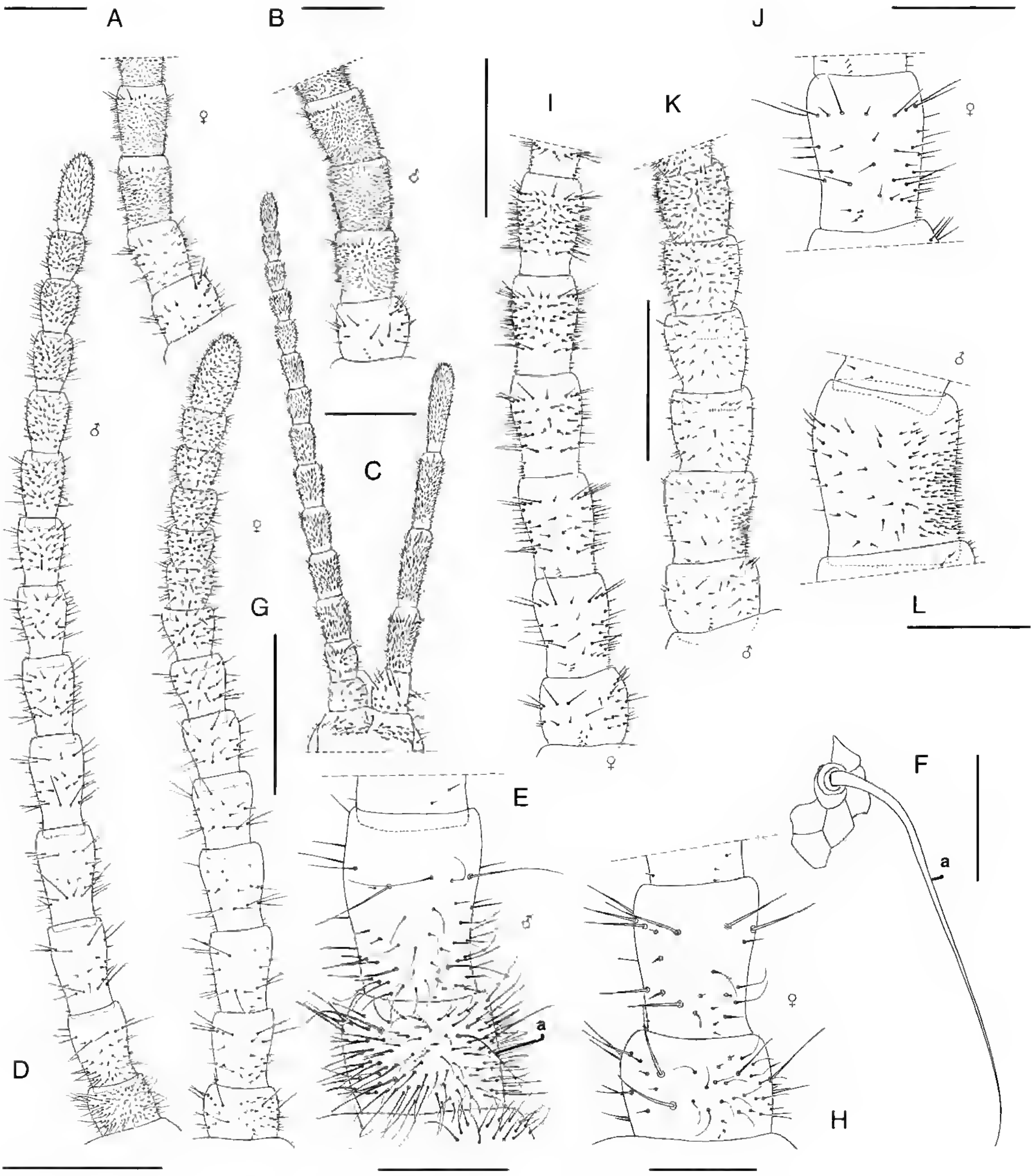


FIG. 4. — A-C, *Schendylops pampeanus* (Pereira & Coscarón, 1976) d'Argentine (Buenos-Aires: Florencio Varela, Bosques) : **A**, ♀ paratype A, antennomères I-IV droits, vue ventrale ; **B**, ♂ paratype B, antennomères I-IV droits, vue ventrale ; **C**, ♀ specimen A, clypeus et antennes (la gauche est anormale) ; D-H, *Schendylops perditus* (Chamberlin, 1914) du Brésil (Paraiba: Independencia), d'après Pereira, 1986 ; **D**, antenne gauche, vue ventrale du ♂ lectotype ; **E**, antennomères I-II gauches du même, vue ventrale (a : soie spécialisée) ; **F**, détail de la soie spécialisée (a de la figure E) ; **G**, antenne gauche, vue ventrale, de la ♀ paralectotype ; **H**, antennomères I-II gauches de la même, vue ventrale ; I-L, *Pectiniunguis argentinensis* (Pereira & Coscarón, 1976) d'Argentine (Buenos-Aires: Florencio Varela, Bosques) : **I**, antennomères I-VI droits de la ♀ A, vue ventrale ; **J**, antennomère II droit de la même, vue ventrale ; **K**, antennomères I-VI droits du ♂ A, vue ventrale ; **L**, antennomère II du même, vue latéroventrale interne. Échelles : A, B, D, G, J, L, 0,3 mm ; C, I, K, 0,6 mm ; E, H, 0,1 mm ; F, 0,02 mm.

autres, et notamment l'intervention de moyens aléatoires, tels que les radeaux naturels transportés par les courants marins. Crabill (1960) va jusqu'à supposer que ce moyen de dispersion explique certaines disjonctions amphiatlantiques entre Afrique et Amérique.

Ce type de dispersion passive, s'il peut paraître excessif entre Afrique et Amérique, semble au contraire beaucoup plus plausible dans le cas de dispersion intracaraïbes, autour de la mer des Antilles ; ce qui semble être corroboré par de nombreux exemples chez d'autres groupes zoologiques (voir Lescure *et al.* 1991 ; Lourenço 1988, 1992 ; Mauriès 1988). Le modèle de répartition disjointe de *S. virgingordae* n'est pas un cas isolé et explique la conspécificité du mâle de Martinique avec les femelles du Venezuela et des îles Vierges. Il est en outre certain que nos connaissances sur la distribution de cette espèce sont encore très incomplètes et nous pouvons prévoir qu'elle sera retrouvée sur d'autres localités littorales de la zone des Caraïbes et probablement même au-delà.

Remerciements

Je tiens à remercier mon collègue Jean-Paul Mauriès, responsable de la collection Myriapodes du Muséum national d'Histoire naturelle, qui a bien voulu me confier le matériel étudié ici et a examiné et traduit de l'espagnol le présent manuscrit. Merci aussi aux membres du même laboratoire, au Dr Wilson Lourenço, pour sa lecture critique, au Dr J. M. Demange et au Dr Monique Nguyen Duy, pour leur hospitalité. Je souhaite aussi faire part de ma gratitude à la Direction du Muséum national d'Histoire naturelle et à la Direction du Laboratoire de Zoologie (Arthropodes), en la personne du Professeur Yves Coineau pour leur invitation, et pour l'aide matérielle qui m'a permis de mener à bien mes recherches.

RÉFÉRENCES

Cloudsley-Thompson J. L. 1948. — *Hydroschendyla submarina* (Grube) in Yorkshire: with an historical review of the marine myriapode. *Naturalist*: 149-152.

Crabill R. E. 1960. — Centipedes of the Smithsonian Bredin expeditions to the West Indies. *Proceedings of the United States National Museum of Washington* 11: 167-195.

Hoffman R. L. & Pereira L. A. 1997. — The identity and taxonomic status of the generic names *Schendylops* Cook, 1899, and *Schendylurus* Silvestri, 1907, and the proposal of *Orygmadyla*, a new related genus from Peru (Chilopoda: Geophilomorpha: Schendylidae). *Myriapodologica* 5 (2): 9-32.

Lescure J., Jérémie J., Lourenço W. R., Mauriès J. P., Sastre C. & Thibaud J. M. 1991. — Biogéographie et insularité : l'exemple des petites Antilles. *Compte Rendu des séances de la Société de Biogéographie* 67 (1) : 41-59.

Lewis J. G. E. 1981. — *The Biology of Centipeds*. Cambridge University Press, Cambridge, 476 p.

Lourenço W. R. 1988. — Les Scorpions des petites Antilles, approche biogéographique. *Bulletin de la Société zoologique de France*, 1987, 112 (3-4) : 355-362.

Lourenço W. R. 1992. — Les peuplements des Scorpions des Antilles ; facteurs historiques et écologiques en association avec les stratégies biodémographiques. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 27 (1): 43-62.

Mac Kevan D. K. E. 1983. — A preliminary survey of known and potentially Canadian and Alaskan centipeds (Chilopoda). *Canadian Journal of Zoology* 61: 2938-2955.

Mauriès J. P. 1988. — Les modes de peuplement des îles océaniques par les Diplopodes : le cas des Antilles françaises. *Bulletin de la Société zoologique de France* 112 (3-4) : 343-353.

Pereira L. A. 1984. — Estudios sobre geofilomorfos neotropicales. VIII: Sobre una nueva especie perteneciente al género *Schendylurus* Silvestri, 1907 (Chilopoda: Geophilomorpha: Schendylidae). *Neotropica* 30 (83): 63-74.

Pereira L. A. 1986. — Estudios sobre geofilomorfos neotropicales. XII: Nuevos aportes al conocimiento de *Schendylurus perditus* Chamberlin, 1914 y *Schendylurus varipictus* (Chamberlin, 1950) (Chilopoda; Geophilomorpha: Schendylidae). *Revista de la Sociedad Entomologica Argentina* 44 (1): 17-30.

Pereira L. A. 1996. — Chilopoda: 463-474, *in* Coscarón S. & Morrone J. J. (eds), *Biodiversidad de Artropodos Argentinos*. Ediciones Sur, La Plata.

Pereira L. A. & Coscarón S. 1976. — Estudios sobre Geofilomorfos neotropicales. I: Sobre dos especies nuevas del genero *Pectiniunguis* Bollman (Schendylidae-Chilopoda). *Revista de la Sociedad Entomologica Argentina* 35 (1-4): 59-75.

Pereira L. A. et Demange J. M. 1997. — Nouvelle contribution à la connaissance du genre *Ctenophilus* Cook, 1896, à répartition géographique disjointe (Myriapoda, Chilopoda, Geophilomorpha, Schendylidae). *Zoosystema* 19 (2-3) : 293-326.

Pereira L. A., Foddai D. & Minelli A. 1997. — Zoogeographical aspects of Neotropical Geophilomorpha (Chilopoda). *Entomologica Scandinavica* suppl. 51: 77-86

Pereira L. A. & Minelli A. 1993. — On two new species of *Schendylurus* Silvestri, 1907 from Venezuela, with redescription of *S. colombianus* Chamberlin, 1921 and *S. virgingordae* Crabill, 1960 (Chilopoda: Geophilomorpha: Schendylidae). *Tropical Zoology* special issue 1: 105-123.

Shear W. A. & Peck S. B. 1992. — Centipeds (Chilopoda) and Symphyla of the Galapagos Islands, Ecuador. *Canadian Journal of Zoology* 70: 2260-2274.

Soumis le 15 septembre 1998 ;
accepté le 11 janvier 1999.

Taxonomy of the South Pacific brisingidan *Brisingaster robillardi* (Asteroidea) with new ontogenetic and phylogenetic information

Christopher L. MAH
Department of Invertebrate Zoology
California Academy of Sciences, Golden Gate Park,
San Francisco, CA, 94118-4599 (USA)
cmah@calacademy.org

Mah C. L. 1999. — Taxonomy of the South Pacific brisingidan *Brisingaster robillardi* (Asteroidea) with new ontogenetic and phylogenetic information. *Zoosystema* 21 (3) : 535-546.

ABSTRACT
New material of *Brisingaster robillardi* de Loriol 1883, including juveniles, allows a more complete description of the species. Papulae, obscured in the holotype and previously unknown for this taxon, are present. Abactinal plate arrangements provide new autapomorphies for the genus *Brisingaster*. Scanning electronic microscope photographs of pedicellariae are described and compared with those of *Novodinia antillensis*. The range of *B. robillardi* is extended to New Caledonia, Western Australia and Amami-o-shima, Japan. Morphological variation is present between material from the Pacific and the Indian Ocean. *Novodinia helenae* Rowe, 1989 is synonymized with *B. robillardi*. New phylogenetic evidence also supports a new family, the Brisingasteridae, which tentatively includes *Brisingaster* and *Novodinia*.

KEY WORDS
Brisingida,
Brisingasteridae,
Brisingaster,
Novodinia,
pedicellariae,
ontogeny,
phylogeny,
taxonomy,
New Caledonia.

RÉSUMÉ

Taxonomie du brisingidé du Pacifique Sud Brisingasrer robillardi *(Asteroidea), accompagnée de données nouvelles tant ontogéniques que phylogéniques.*

Brisingaster robillardi de Loriol 1883 esr décrir à partir de matériel nouveau incluant des juvéniles. Les papules, masquées sur l'holotype et inconnues pour ce taxon, sont ici signalées. Une description plus poinrue de l'arrangement des plaques abactinales révèle de nouvelles autapomorphies du genre *Brisingaster*. Des phorographies de pédicellaires en microscopie électronique à balayage sont décrites et comparées à celles de *Novodinia antillensis*. La distriburion géographique de *B. robillardi* est érendue à la Nouvelle-Calédonie, la côte ouest de l'Australie et Amami-o-shima au Japon. Des variations morphologiques exisrenr entre les spécimens de l'océan Pacifique et de l'océan Indien. *Novodinia helenae* Rowe, 1989 et *B. robillardi* sont mis en synonymie. De nouvelles données phylogénériques permettent d'érayer l'existence d'une nouvelle famille, les Brisingasteridae, qui pourrait rassembler les genres *Brisingaster* et *Novidinia*.

MOTS CLÉS
Brisingida,
Brisingasteridae,
Brisingaster,
Novodinia,
pédicellaires,
ontogénie,
phylogénie,
taxonomie,
Nouvelle-Calédonie.

INTRODUCTION

Brisingidans are a clade of suspension-feeding Asteroidea, noteworthy for holding their arms into the water column, using their pedicellariae-laden spines to capture small zooplankton prey (Emson & Young 1994). They are found at a depth range of 200-6900 m. Brisingidans are most diverse in the Indo-Pacific region but they occur in all of the world's oceans.

The taxonomy of Atlantic brisingidans was reviewed by Downey (1986) and Clark & Downey (1992). No equivalent on Pacific brisingidans is available. Studies of Pacific brisingidans (e.g., Fisher 1917, 1919, 1928) are in need of re-evaluation. The present paper treats one poorly known taxon. Although reviewed by Fisher (1917, 1919, 1928, 1940), *Brisingaster robillardi* de Loriol, 1883, was previously known only from the holotype. While gathering data for a phylogenetic analysis of the Brisingida (Mah 1998a, 1998b) additional specimens of *B. robillardi* were identified among material borrowed from the Muséum national d'Histoire naturelle. These specimens and others extend the geographic range and add phylogenetic and morphological information to our knowledge of this species.

MATERIALS AND METHODS

Fourteen dry and two wet specimens were examined. Measurements include disc diameter (Dd), the distance between the center of the disc to the arm tip (R) and the radius of the disc measured from the center of the disc to its edge (r). Other terminology follows usage established by Blake (1989), and Spencer & Wright (1969).

Repositories include:

CASIZ	Department of Invertebrate Zoology, California Academy of Sciences;
LACM	Los Angeles County Museum of Natural History;
MHNG	Muséum d'Histoire naturelle (Genève)
MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle (Paris);
AM	Australian Museum;
WAM	Western Australian Museum.

SYSTEMATICS

Order BRISINGIDA
Family BRISINGASTERIDAE Mah, 1998
Genus *Brisingaster* Loriol, 1883
Brisingaster robillardi Loriol, 1883

Brisingaster robillardi Loriol 1883: 55. – Fisher 1917: 419; 1919: 502; 1928: 5; 1940: 205. – Spencer & Wright 1966: U78. – Clark & Downey 1992: 464.

MATERIAL EXAMINED. — **Mauritius.** Île Maurice, 60 brasses (holotype of *B. robillardi* MHNG 79419).
Western Australia. Off Norfolk Island, 309 m (holotype of *Novodinia helenae* AM J21703). — R/V *Lady Basten*, stn LB7, S. of Bedwell I., Clerke Reef, 17°54.2'S, 119°17.5'E to 17°53.3'S, 119°17.1'E, 200 m, rocks and hard sponges, 18.VIII.1995, coll. L. M. Marsh *et al.* (WAM Z2737). — Off Norfolk Island Ridge, Seamount Trygon, 24°40.12'S, 168°9.97'E, 820-1220 m, 20.XI.1996, coll. T. Iwamoto (1 specimen wet CASIZ 108495).
New Caledonia. Programme Lagoon, N/O *VAUBAN*, stn 421, Nouméa, 22°45.6'S, 167°06'E, 315 m, 24.1.1985, coll. by B. Richer de Forges ORSTOM (2 specimens dry MNHN).
BERYX 11, N/O *Alis*, stn DW11, Sud Nouvelle-Calédonie, 24°44'S, 168°10'E, 320-350 m, 16.X.1992, coll. by B. Richer de Forges, ORSTOM (2 specimens dry MNHN). — Stn CH15, 24°44'S, 168°08'E, 225-250 m (1 specimen dry MNHN).
BATHUS 2, N/O *Alis*, stn DW717, Sud Nouvelle-Calédonie, 22°44'S, 167°16.6'E, 350-383 m, 11.V.1993, coll. by P. Bouchet & Richer de Forges ORSTOM (3 specimens dry MNHN).
BATHUS 3, N/O *Alis*, stn CH801, off Norfolk Ridge, 23°39'S, 168°00'E, 270-300 m, 27.XI.1993, coll. by P. Bouchet, Richer de Forges, ORSTOM & Warren (1 specimen dry MNHN). — Stn CP806, Norfolk Ridge, 23°42'S, 168°01'E, 308-312 m (1 specimen dry MNHN).
CHACAL 2, N/O *Coriolis*, stn CP26, off Norfolk Ridge, 23°18'S, 168°04'E, 296 m, 31.X.1986 (1 specimen dry MNHN).
Japan. R/V *Toyoshio-Maru*, SE off Amami-o-shima, Amami-shoto, 28°04.70'N, 129°27.40'E, 302 m, 11.XI.1995, coll. Mark Grygier *et al.* (LACM 95-87.1).

TABLE 1. — Synapomorphies of the Brisingasteridae numbers refer to characters labelled on Fig. 5.

1. Squarish (L:W = 1:1) ambulacral ossicles
2. Squarish (L:W = 1:1) adambulacral ossicles
3. Large fan-shaped mouth angle plates blocking junction between mouth and tube fort groove
4. Truncate adambulacral spines

SYNONYMY OF *NOVODINIA HELENAE* ROWE 1989

Examination of the holotype of *Novodinia helenae* Rowe, 1989 reveals it to be a synonym of *Brisingaster robillardi* de Loriol, 1883. As discussed below, *Novodinia* and *Brisingaster* are sister taxa, united by several synapomorphies (Table 1). An open reticulate abactinal skeleton, an oral frame articulated with an externally expressed crown of abactinal disc plates and other characters outlined in Table 2 are present in the holotype of *N. helenae* clearly distinguishing it as *Brisingaster*. The holotype of *N. helenae* also lacks a fenestrate skeleton, an autapomorphy of *Novodinia*.

One character differs between the holotype of *B. robillardi* and the holotype of *N. helenae* (see below). Additional specimens from the type locality may reveal additional apomorphies differentiating the Indian from the Pacific forms of *Brisingaster*.

If this were to be the case, the Indian form,

TABLE 2. — Compared characters of Brisingaster versus Novodinia. Numbers refer to autapomorphies labelled on Fig. 5

Brisingaster	***Novodinia***
5. Abactinal skeleton arranged into an open mesh plate.	Abactinal disc with an abutting pavement of discoid plates.
6. Reticulate, open mesh-like, abactinal skeleton.	11. Fenestrate abactinal skeleton.
7. Oral frame articulated with externally expressed crown of abactinal disc plates.	Oral frame entirely internal.
8. Central cluster of abactinal disc plates.	No central cluster of abactinal disc plates.
9. Inverted Y-shaped plate at the base of arm.	Inverted Y-shaped plate absent.
10. Small cluster of four abactinal plates at the apex of each interradius.	Small cluster absent.

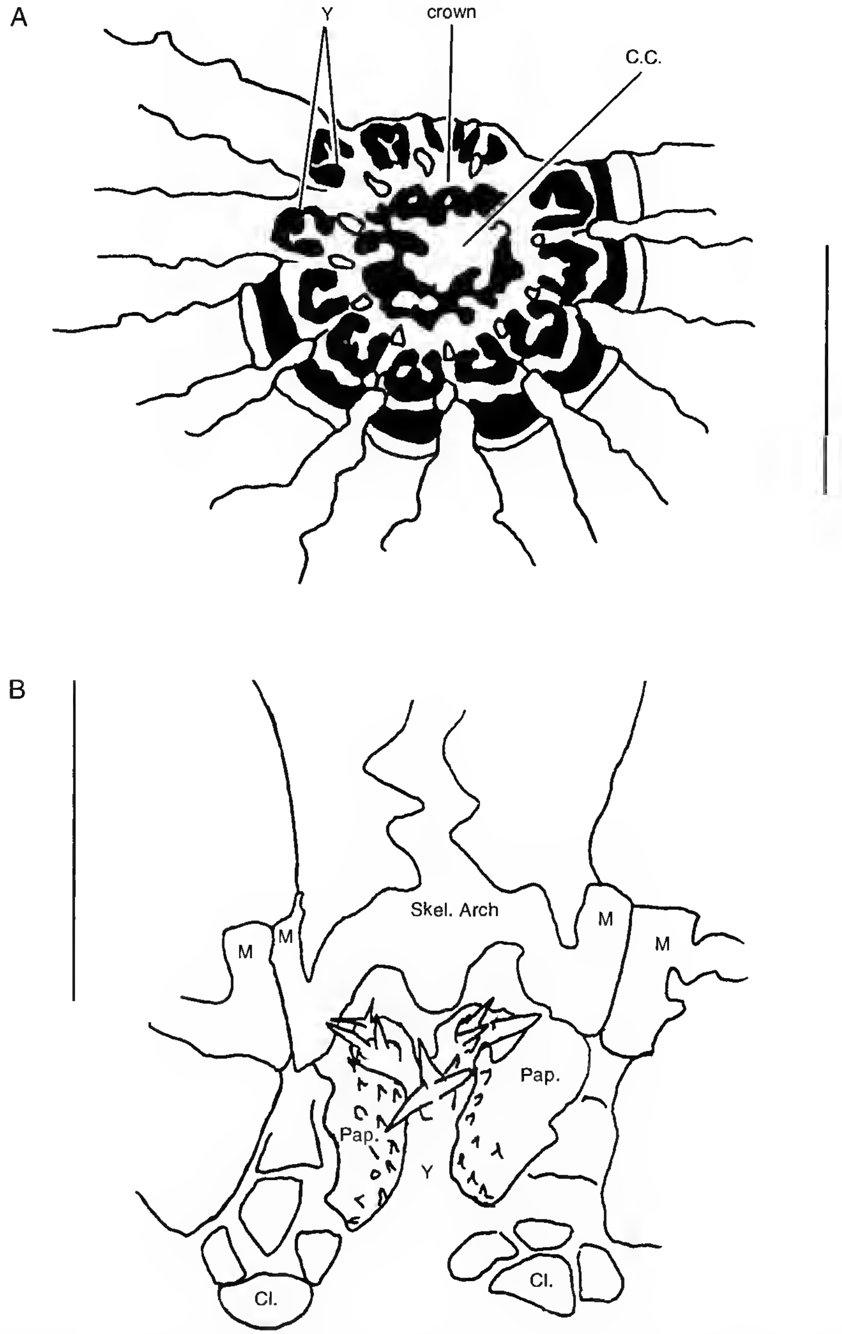


FIG. 1. — **A**, abactinal side of specimen from MNHN Programme Lagoon, stn 421 showing crown of abactinal plates. Crown is connected to oral ring via plates in each interradii, darkened regions represent integument between skeletal arches and papular regions, Y-upside-down Y-shaped plate, C.C. central cluster of abactinal plates; **B**, abactinal plates, resembling upside-down Y from abactinal surface of specimen from MNHN BERYX 11, stn DW11 with five clusters of spines, Cl. represents flat cluster of plates at the apex of each interradii, M-Marginal plates, Pap.-Papular regions, Skel. Arch-first skeletal arch, Y-upside-down Y-shaped plate. Scale bars: A, 1.0 cm; B, 0.5 cm.

represented by the holotype of *B. robillardi*, would be a separate species from the Pacific form, represented by the holotype of *N. helenae*. This would result in the reassignment of *Novodinia helenae* Rowe 1989, as *Brisingaster helenae* (Rowe 1989). However, the material reported herein supports recognition of only one wide ranging species. Thus, *Novodinia helenae* Rowe 1989, is a synonym of *Brisingaster robillardi* de Loriol, 1883, and should enter in synonymy.

Revised diagnosis

Characters unique to *B. robillardi* include: abactinal plates forming a reticulate open mesh on the disc, an upside-down Y-shaped plate at the base of each arm, a crown of externally expressed abactinal plates connected to the internal oral ring at each interradii, a developed cluster of abactinal plates at the center of the disc and a small cluster of four spineless abactinal plates at the apex of each interradii. These characters are all outlined in Table 2.

Plesiomorphic (phylogenetically uninformative) but useful diagnostic characters include: papulae on the disc and arms, spade-shaped MAPs that abut into the tube foot groove, squarish (L = W) ambulacrals and adamambulacrals and truncate adambulacral spines. These characters are outlined in Table 1. Eleven to thirteen arms are present.

Description

The disc is abactinally flattened in some specimens (e.g., MNHN Programme Lagoon, stn 421) but concave in others (e.g., MNHN BATHUS 2, stn DW717). Specimen character measurements such as R, r, Dd, etc. are summarized in Table 3.

The abactinal disc plates form a confluent reticulated network with the skeletal arches (= costae) on the arms (Fig. 1A, C). These plates are diamond to rhomboid and overlap one another forming the network on the disc. Abactinal plates form variably sized meshes on the disc but are arranged into distinct patterns (Fig. 1A, B). Thickness of abactinal plate varies with the size of the specimen. Disc plates on the abactinal disc plates of the largest three specimens (MNHN BATHUS 2 stn DW717 (#1), dd = 1.9; WAM Z2737, dd = 2.4 cm; MNHN BERYX 11 stn DW11, Dd = 2.5cm) are much more elaborate and thicker than those in other specimens. At the center of the abactinal disc surface is a heavily calcified cluster of plates. Presumably the anus is located within this calcified center, although this was not observed in any of the specimens.

Individuals with smaller disc diameter (e.g., MNHN Programme Lagoon, stn 421) have thinner skeletal arches (0.5 mm thick) than individuals with larger disc diameters (e.g., MNHN BERYX 11, stn DW11) and thicker skeletal arches (1.0 mm thick). The number of costae on smaller specimens (dd ≤ 1.2 cm) also seems to be less than those in larger specimens (dd ≥ 1.9 cm). Large thorny spines are found on these plates, usually one large spine and two to three accessory ones. Disc spines "united by a web across which the pedicellariae span" as described by Rowe (1989: 275) are probably damaged pedicellarial sheaths that have been torn off spines during collection by dredge or trawl nets.

Four to fifty papulae are present between the open meshes of the abactinal disc surface. Hundreds of papulae are present in the intercostal regions between skeletal arches on the arms.

Four to eight costations are present on each arm. Fewer costae are found on smaller specimens. Eight thick skeletal arches are found on the specimen with the largest disc diameter (MNHN BERYX11, stn DW11, 2.5 cm). Costae are present on the gonadal, or proximal, section of the arms. Full abactinal costae end abruptly and continue onto the distalmost half of the arms as paired remnants on either side of the arm. Skeletal arches are thicker proximally than distally. The costae from the lateral sides of the arm meet on the abactinal surface, forming an irregular array of arches, zig-zags and loops. Paired arches of remnant costae each possess three to five prominent lateral spines often covered with pedicellariae. Skin on the distal half of the arm is translucent.

Ambulacral ossicles are clearly visible through the integument along the distal half of the arm. Ambulacrals are block-shaped (with L:W ratio of 1:1) proximally, then becoming more slender (L:W ratio of 1:0.4) distally, attenuating towards the tip.

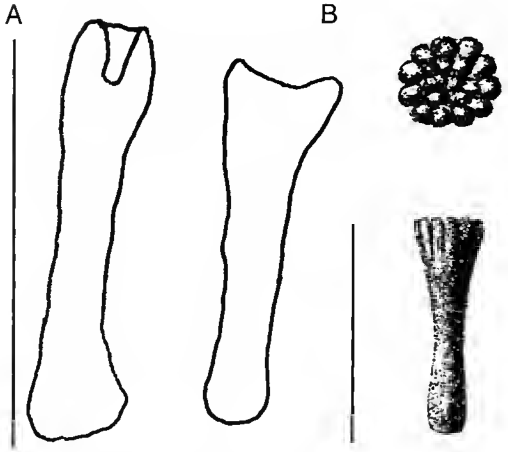


FIG. 2. — **A**, Adambulacral spine from *B. robillardi* off New Caledonia (MNHN BERYX 11, stn DW11); **B**, adambulacral spine from de Loriol (1883: pl. 6, #1) holotype *B. robillardi* off Mauritius (MHNG 79419). Scale bars: A, 4.0 mm; B, 2.5 mm.

The terminal plate is unknown.

The disc ossicles form a complex consisting of an internal fused oral ring connected to externally visible abactinal plates (Fig. 1A). Abactinal plates form a distinct crown on the disc separate from, but connected to, the oral ring. This crown is attached to the oral ring via three ossicles, two single and one paired, in each interradial arc. A junction of four abactinal plates forms a thick flat spineless cluster at the apex of each set of connective ossicles in each interradial arc on the abactinal side of the disc. This last paired element articulates with the marginal plate abutting against the proximal adambulacral ossicles forming part of the nonmuscular syzygy in each interradius. Frequently this marginal plate is connected to the first skeletal arch. The plate either joins the skeletal arch completely or bypasses it forming a perpendicular upside-down T with it. This network of abactinal disc plates forms a distinct articulation with the costae. The abactinal disc plates connect to the nonmuscular syzygies in each interradial arc. Pairs of the abactinal plates conjoin to form the first skeletal arch on each arm.

Abacrinal plates, resembling an upside-down Y, sit ar the base of each arm near the junction with the disc (Fig. 1B). This plare sirs in rhe cenrer of a roughly quadrate enclosure of papulae sirting at the abactinal junction between the base of the arm and the edge of the disc (Fig. 1A, B). The upside-down Y is covered with four to eight clusters of spines each bearing two ro six spinelets. At the apex of the upside-down Y on the abactinal radii of the disc lies a single prominent spine cluster with four to six spinelets. Three spine clusrers with two to three spinelets each sit on each arm of rhe upside-down Y. One cluster with one ro two spinelets is presenr subapically above rhe arms of rhe Y. The number and arrangement of plates, and spine clusters for each radii is inconsistenr and can vary within a single individual. These plates also occasionally abut against rhe first skeletal arch.

The arrangement of the plates forming the upside-down Y varies. They can form a very disrinct Y or an archipelago of island-like ossicles in an approximate Y-shaped formarion (Fig. 1B). On rhe disc, rhe arms of rhe upside-down Y separates a pair of relatively large papnlar regions. This paired arrangement of papular areas is presenr on all specimens examined and appears to be an autapomorphy for *B. robillardi*.

In addition to the nonmuscular syzygy of the first pair of adambulacrals, a marginal plate lies over the second and third adambulacrals fusing them rogether. This plate extends above the paired rhird and sometimes fourth pair of adambulacrals bur does not fuse them rogerher. In smaller individuals (e.g., MNHN BATHUS 2, stn 717, #2, #3) the first pair of adambulacrals are direcrly fused bnt the marginal plate has not yet fully fused together with the second and third adambulacral pairs. These larter two adambulacral pairs are completely separare, not fused.

One to three triangular, denticle-shaped, spineless, marginal plates occur between the skeleral arches. The angles of these plates abut the juncrions between rhe adambulacral plates. Marginal plares are adjacent but alternare with the adambulacrals. As in all brisingidans, actinal plates are absent.

A single adambulacral spine is present for every adambulacral plate. The first and second adambulacrals end in a pointed rip. Subsequent adambulacral spines are rruncate. In the specimens from the Sourh and Central Pacific, tips of the

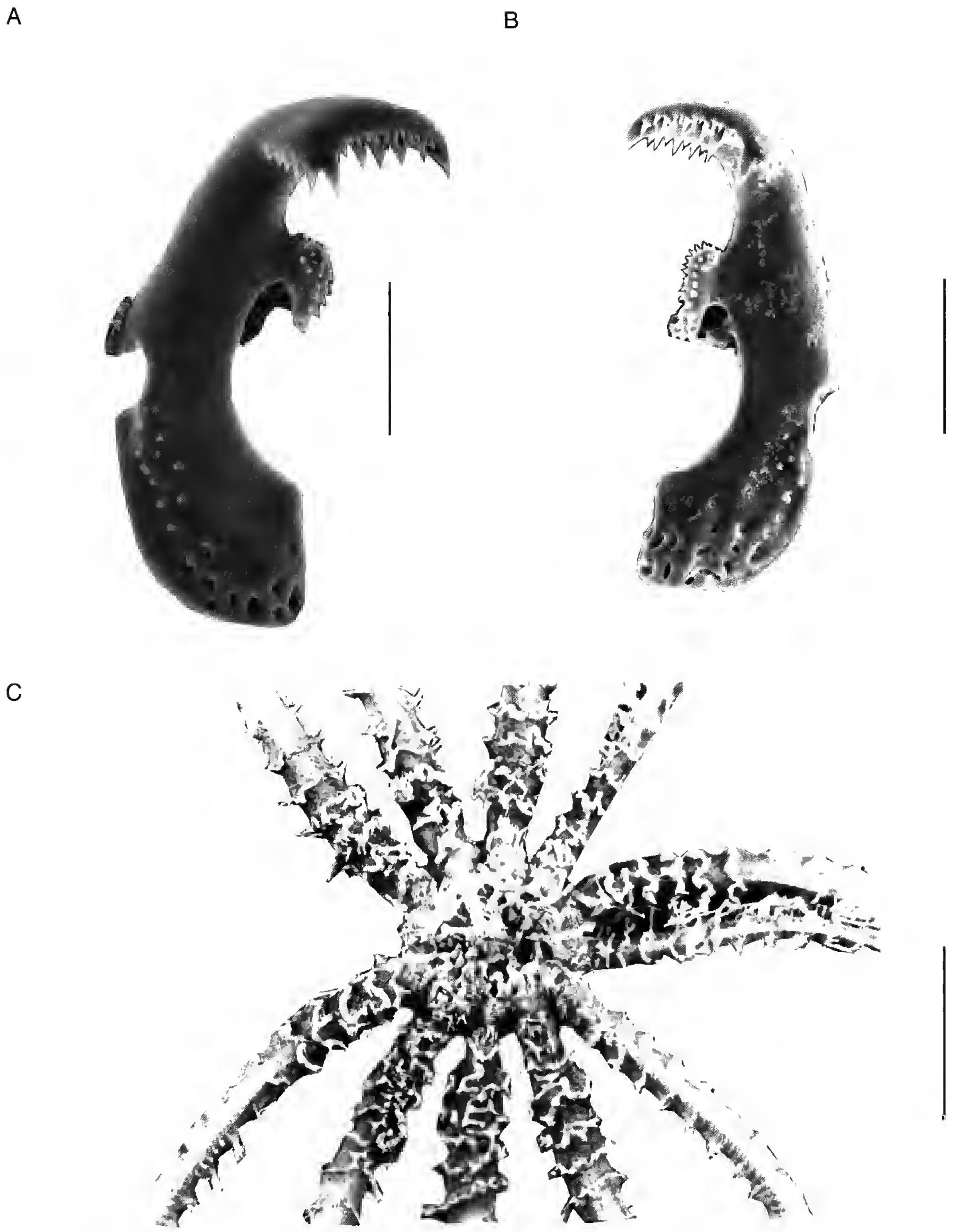


FIG. 3. — **A**, scanning electron microscope photo of lateral spine pedicellariae from holotype of *Novodinia helenae* (AMJ21703); **B**, scanning electron microscope photo of lateral spine pedicellariae from *Brisingaster robillardi* (MNHN, BATHUS 2, stn DW717, #1). Scale bar: A, 30 µm; B, 35 µm.

truncate adambulacral spines are composed of two prongs with a bony web filling in the space between them (Fig. 2A). In the holotype (Indian Ocean), approximately 20 blunt spinelets adorn the proximal adambulacral spine tips (Fig. 2B).

Adambulacral spines in smaller individuals seem to be proportionally smaller. Spine tips in smaller individuals (e.g., one specimen from MNHN DW 717 w/ dd = 0.8 cm) resemble those in adults but are smaller. In some specimens (e.g., LACM 95-87.1) the spine tips have been worn off and appear more acicular.

Elongate lateral spines first occur at approximately the seventh to ninth adambulacral plates at the base of the second to third skeletal arch. Lateral spines are typically absent (except for one side of one arm in specimen from MNHN BERYX 11, stn CH15) from the base of first costae. Distally on the arm, four to five thorn-like spines lie on the lateral sides of the arm on the costae. Each ossicle composing the skeletal arch is armed with approximately one spine.

Pedicellariae occur on spines in densities of approximately 20/mm^2. Pedicellariae were sampled from the holotype of *Novodinia helenae* and from a specimen of *B. robillardi* (MNHN BATHUS 2, stn DW717) for SEM photos. Owing to the condition of the holotype (see below), pedicellariae could not be successfully extracted from the holotype of *B. robillardi* for SEM.

Valves from the individuals sampled are identical in overall morphology (Fig. 3A, B). They measure approximately 105-112 µm in length, 35 µm in width at the base, 21 µm in width at the centrally recurved areas and approximately 28 µm in width at the tip of the jaw. Teeth occur in two areas, the valve tip (or jaw) and an inner medial projection. On the jaw, three rows of teeth-like spines occur between the two large canine-like projections (≈ 10 µm in length). The third innermost row of four spines possess the largest of the teeth (≈ 6 µm in length) preceded by a row of five spines (≈ 3 µm). The shortest teeth (≈ 2 µm) occur in the first row. Eight teeth lie in this row. These three rows appear to be staggered with respect to one another. These teeth interlock with teeth on the complimentary valve. A row of four to five spines in decreasing size occur laterally on the jaw of the pedicellarial valves. The medial projection bears two to three poorly defined rows of short spinelets (2-3 µm). The bases of the valves are broadly spatulate and perforated, with an inner surface excavated to accommodate muscle attachment as observed by Emson and Young (1994).

Pedicellariae of *B. robillardi* have been figured before only twice, by de Loriol (1883: pl. 6, fig. 1) and Rowe (1989: fig. 11C). Aside from the detailed work of Emson & Young (1994) no SEM photos of brisingidan pedicellariae currently exist in the literature. Aside from the slightly larger sized valves of *N. antillensis* (150 µm) versus those of *B. robillardi* (112 µm) the pedicellariae morphology of the two species are practically indistinguishable. Given the close phylogenetic relationship between *Novodinia* and *Brisingaster* (as described below) pedicellariae morphology may provide another potential source of synapomorphies for the two taxa.

Mouth angle plates (MAPs) are fan-shaped. A gap filled with connective tissue is present between the paired MAPs at each interradii. A large round flange from each paired MAP juts into the tube foot groove. Three to five spines project from each of the MAPs. Of these spines, two to three of them interdigitate, clasping with the MAP spines on the opposite side of the furrow separating the tube foot groove from the mouth. The innermost spines, found nearest the tube foot groove, are usually very small as opposed to the largest spines found on the outermost side of the MAP projecting into the mouth. These larger mouth spines typically have sheaths of pedicellariae.

Smaller specimens (dd = 0.6 cm to 1.6 cm) typically have between three and four spines whereas larger specimens (1.7 to 2.5 cm) typically have five. An additional spine is sometimes present on the actinal surface of the MAP adjacent to the first adambulacral plate.

Actinal MAP spines are absent on the holotype of *Novodinia helenae*. Specimen MNHN BATHUS 2, stn DW 717 possesses one small arm undergoing what appears to be regeneration. This arm has small thorny adambulacral spines, only two skeletal arches, and tiny lateral spines at the base of the first skeletal arch. As with the



FIG. 4. — **A**, holotype of *Brisingaster robillardi* (MNHNG 79419); **B**, actinal side of the same specimen showing stream of resin across disc and arms. Scale bar: 1.0 cm.

other spines, pedicellariae are present on the spines. Small marginals are present on this arm.

Madreporite diameter varies in size from approximately 0.12 cm in specimen with Dd = 1.4 cm and 1.6 cm (AM J21703 and MNHN BATHUS 3, stn CH 801 respectively) to 0.2 cm in specimen with Dd = 1.9 cm (MNHN BATHUS 2, stn DW 717). Madreporite diameter appears to be larger in specimens with greater Dd. Madreporite is coarsely furrowed and is distinctly raised above the disc surface (e.g., height of madreporite in MNHN BATHUS 2, stn DW717 = 1.0 mm).

Gonads are serial. Five gonad sacs, occur on either side of the ambulacral ossicles. In CASIZ 108495 each of these sacs are 0.4 cm in length.

Color of pre-preserved CASIZ 108495 was an overall red-orange with a bright orange ring around the edge of the disc and on the arms. Color in alcohol is white. Dry specimens have light cream to dark brown colored abactinal skeleton and ambulacral ossicles with dark tan intercostal and papular areas.

REMARKS ON THE HOLOTYPE

On the holotype of *B. robillardi* (MNHG 79419, Fig. 4A) practically all of the abactinal disc spines have been lost, leaving only spine bosses. Several abactinal plates along the radii of the disc at the bases of the arms are present but finer spination is absent.

The holotype is covered with a resin that has accumulated small bits of debris obscuring finer details on the test (such as spine bosses). Intercostal areas on the arms and papular areas on the disc are also badly obscured by very fine dirt.

Abundant papulae are present in the skin between the arm costations and abactinal disc plates. This important characteristic is obscured on the holotype and is absent from Perrier's original description and from later accounts (e.g., Clark & Downey 1992: 463, table 75). Clark & Downey (1992: 463, table 75) have also described the presence of "fenestrate plates" between the costations. Based upon examination of the type, it seems that dried papulae and/or debris may have been misinterpreted as fenestrate plates. No plates occur between the costations on the arms of *B. robillardi*.

A thick stream of resin is present across the threshold between the mouth and the tube foot groove obscuring details of the MAPs, including spination (Fig. 4B).

ECOLOGY AND BIOGEOGRAPHY

Photographs of the topology and ecology of the New Caledonian locality (approximately 23°S, 166°E) were described by Roux (1994), who

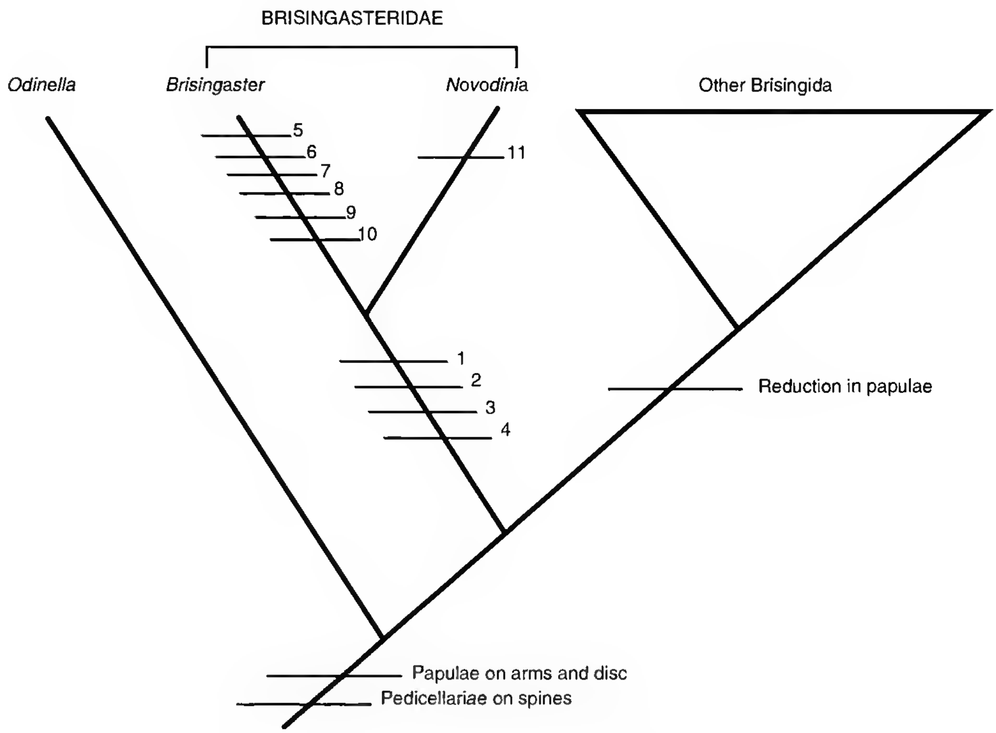


FIG. 5. — Abbreviated phylogenetic tree of the Brisingida showing basal brisingidans, *Odinella*, *Brisingaster*, *Novodinia*. Numbers correspond to autapomorphies outlined in Tables 1 and 2.

noted a subvertical wall of a fault escarpment inhabited by very dense population of suspension feeding echinoderms, including ophiacanthid ophiuroids, bourgueticrinid stalked crinoids and unidentified brisingidan asteroids (Roux 1994: 19). Brisingidans are present in greatest numbers on the escarpment overhang and on ridges of the subvertical wall (Roux 1994: figs 11; 22). Brisingidans shown in Roux (1994: figs 11; 22) are consistent with *Brisingaster robillardi*. Although a positive identification is not possible from photos. Unpublished images provided by M. Roux also show brisingidans with fifteen arms that could either be *Brisingaster* or *Novodinia*.

The type locality of *B. robillardi* is Mauritius ("île Maurice") from 109 m ("60 brasses"). MNHN material collected from south of New Caledonia, and the Isle of Pines, southeast of New Caledonia, at 225-1200 m, extend the range of this species to the South Pacific. A single specimen, LACM 95-87.1, from a depth of 302 m, extends the northern range of *B. robillardi* to the Amami-o-shima islands in the Central Pacific. Two specimens, WAM Z2737 and CASIZ 108495, extend the range of this species off the coast of Western Australia at a depth range of 200-1220 m. The localities suggest a widespread distribution of this species throughout the South and Central Pacific. Aside from the holotype, no other specimens are known from the Indian Ocean.

PHYLOGENETICS OF *BRISINGASTER*

Fisher (1917: 419, 1919: 502) was the first to suggest a relationship between *Brisingaster* and

TABLE 3. — Specimen Measurements. Measurements are in centimeters. Dd= Disc; diameter, R= Distance; between center of dise to arm tip, r= Distance from dise center to edge, arms= Number of arms, C= Number of costae, MS= Number of MAP spines.

Specimen	Dd	R	r	W	arms	C	MS	Additional Remarks
MHNG 79419 (holotype *B. robillardi*)	1.5	7.5	.8	.51	12	4 to 5	5	specimen damaged, see text
AM J21703 (holotype *N. helenae*)	1.4	7.5	.7	.38	12	4 to 5	3 to 5	
MNHN Programme Lagoon								
stn 421 (#1)	1	4	.5	.2	12	5	3 to 4	
stn 421 (#2)	1	4	.5	.2	12	5	3	
BERYX 11. stn CH15	1.5	9.5	.8	.8	12	6 to 7	5	
BATHUS 3, stn CH801	1.6	7	.8	.45	13	5	3	small crustacean husk and sponge in mouth
CHALCAL 2, stn CP26	1.7	6	.9	.5	12	6 to 7	3 to 5	four crustacean husks in mouth
BATHUS 3, stn CP806	1.8	6 5	9	55	12	7	4 to 5	w/ two regenerating arms
BERYX 11								
stn DW11 (#1)	2.5	6.5	1.3	.7	13	7 to 8	5	
stn DW 11 (#2)	1.8	8	.9	.7	12	5 to 6	4 to 5	small amphipod on adambulacral spine
BATHUS 2								
stn DS717 (#1)	1.9	8	. 9	1	12	7 to 8	5	w/ one arm regenerating
stn DS 717 (#2)	.8	3.3	.4	.13	12	4 to 5	4	
stn DS 717 (#3)	.65	2.5	.4	.15	12	3 to 4	2 to 3	w/ sponge chunk in mouth w/ small ophiuroid on abactinal surface
CASIZ 108495	1.8	5.5	.9	.8	12	4 to 7	5	
LACM 95-87.1	.9	3.2	.45	.25	11	3	5	
WAM Z2737	2.4	8.5	1.2	1	13	11	5	

Novodinia (formerly *Odinia*) and later to *Odinella* (Fisher 1940: 205). Preliminary phylogenetic results by Mah (1998a, 1998b) showed *Odinella* as the sister taxon to the crown brisingidan clade with *Novodinia* and *Brisingaster* as sister taxa within that clade (Fig. 5). *Odinella*, *Novodinia*, and *Brisingaster* are basal on the tree relative to other brisingidan taxa (Fig. 5). These taxa possess plesiomorphic brisingidan characters, including papulae on arms and disc, a distinct gap between the MAPs, and a non-muscular fusion of basal adambulacrals. The clade supporting *Novodinia* and *Brisingaster* is supported by synapomorphies shown in Table 1. Autapomorphies of *Brisingaster* are outlined in Table 2. *Brisingaster* and *Novodinia* are tentatively designated as a new family, the Brisingasteridae (Mah 1998a). *Odinella* is assigned to a new monotypic family, the Odinellidae.

Depth distributions mapped onto a phylogeny of the Brisingida (Mah 1998a, 1998b) show that basal brisingidans inhabit a much shallower depth-range (100-1400 m) relative to more recently evolved brisingidans (e.g., the Freyellidae).

Acknowledgments

I gratefully acknowledge N. Ameziane-Cominardi (MNHN), P. Barents (AM), C. Vaucher (MHNG), J. Fromont (WAM), Loisette Marsh (WAM) and G. Hendler (LACM) for the loan of material and holotypes. M. Roux provided images of the New Caledonian escarpment fauna. Thanks to Tomio Iwamoto, CAS Ichthyology, for collecting CASIZ 108495 and the Zonéco program for its primary support in evaluating the marine resources of New Caledonia. I appreciate the assistance of Daryl Ubick for assistance with SEM photographs. Thanks to D. Blake, University of Illinois at Urbana-Champaign who reviewed drafts of the manuscript. Thanks to Marc Eleaume, MNHN, who graciously translated the abstract, title and key words into French. D. Pawson, M. Jangoux, and A. Ohler reviewed

the manuscript and provided constructive editorial comments. This paper was supported in part by California Academy of Sciences In-house research funds.

REFERENCES

Blake D. B. 1989. — Asteroidea: Functional morphology, classification and phylogeny. *Echinoderm Studies* 3: 179-223.

Clark A. M. & Downey M. E. 1992. — *Starfishes of the Atlantic*. Chapman and Hall, London, 565 p.

Downey M. E. 1986. — Revision of the Atlantic Brisingida (Echinodermata: Asteroidea), with description of a new genus and family. *Smithsonian Contributions to Zoology* 435, 57 p.

Emson R. & Young C. 1994. — Feeding mechanism of the brisingid starfish *Novodinia antillensis*. *Marine Biology* 118: 433-442.

Fisher W. K. 1917. — New genera and species of Brisingidae. *Annals and Magazine of Natural History* 20 (8): 418-431.

Fisher W. K. 1919. — Starfishes of the Philippine seas and adjacent waters. *Bulletin of the United States National Museum* 3 (100): 547 p.

Fisher W. K. 1928. — Asteroidea of the North Pacific and adjacent waters, Pt. 2: Forcipulata (Part). *Bulletin of the United States National Museum* 76, 245 p.

Fisher W. K. 1940. — Asteroidea. *Discovery Reports* 20: 69-306.

Loriol P. de 1883. — Catalogue raisonné des Échinodermes recueillis par M. V. de Robillard à l'île Maurice. *Mémoires de la Société de Physiologique et d'Histoire naturelle de Genève* 28 (8) : 64 p.

Mah C. L. 1998a. — Preliminary phylogeny and taxonomic revision of the Brisingida (Asteroidea): 273-277, *in* Mooi R. & Telford M. (eds), *Proceedings of the 9th International Echinoderm Conference, San Francisco, CA*. A. A. Balkema, Rotterdam.

Mah C. L. 1998b. — *A Phylogeny, Taxonomic Revision, and Natural History of the Order Brisingida (Asteroidea)*. Unpublished Master's Thesis, San Francisco State University, San Francisco, USA, 89 p.

Rowe F. W. E. 1989. — Nine new deep-water species of Echinodermata from Norfolk Island and Wanganella Bank, northeastern Tasman Sea, with a checklist of the echinoderm fauna. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 111 (4): 257-291.

Roux M. 1994. — The CALSUB cruise on the bathyal slopes off New Caledonia, *in* Crosnier A. (ed.), Résultats des Campagnes MUSORSTOM, volume 12. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 161: 9-47.

Spencer W. K. & C. W. Wright 1966. — Asterozoans, *in* Moore R. C. (ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology. *Echinodermata* 3 (1): 4-107.

Submitted on 13 November 1998;
accepted on 17 May 1999.

Une ascidie du genre *Rhodosoma* (Phlebobranchia, Corellidae) en forme de « boîte à clapet » redécouverte dans des grottes de Méditerranée

Claude MONNIOT
CNRS URA 699, Laboratoire de Biologie des Invertébrés marins et Malacologie,
Muséum national d'Histoire naturelle,
55 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)
monniot@mnhn.fr

Helmut ZIBROWIUS
CNRS UMR 6540 DIMAR Centre d'Océanologie de Marseille,
rue Batterie des Lions, F-13007 Marseille (France)
hzibrowi@com.univ-mrs.fr

Monniot C. & Zibrowius H. 1999. — Une ascidie du genre *Rhodosoma* (Phlebobranchia, Corellidae) en forme de « boîte à clapet » redécouverte dans des grottes de Méditerranée. *Zoosystema* 21 (3) : 547-555.

RÉSUMÉ
L'exploration de grottes sous-marines en Méditerranée a permis de redécouvrir une petite espèce d'ascidie : *Rhodosoma callense* (Lacaze Duthiers, 1865) de la famille des Corellidae. Cette espèce a une forme de boîte munie d'un couvercle articulé. Découverte au XIXe siècle puis oubliée, elle avait été confondue avec la seule autre espèce du genre. La recherche d'autres spécimens dans des dragages en zone circalittorale a permis de mettre en évidence une répartition couvrant une grande partie de la Méditerranée.

MOTS CLÉS
Ascidies,
Méditerranée,
grottes.

ABSTRACT
An ascidian in shape of a "clack box" rediscovered in caves of the Mediter-ranean Sea.
The exploration of submarine caves in the Mediterranean Sea has allowed to rediscover a small ascidian: *Rhodosoma callense* (Lacaze Duthiers, 1865) of the family Corellidae. This species has the shape of a box with an articulated lid. Discovered in the XIXth century and later forgotten, it had been confused with the only other species of the genus. The search for additional specimens in circalittoral dredgings has proved a wide distribution over the Mediterranean Sea.

KEY WORDS
Ascidians,
Mediterranean Sea,
caves.

INTRODUCTION

La faune des grottes sous-marines de la région de Marseille et ses affinités avec la faune des profondeurs sont étudiées depuis les années 1950 (Harmelin *et al.* 1985). Des découvertes récentes dans la grotte très particulière des Trois Pépés (Vacelet *et al.* 1994 ; Logan & Zibrowius 1994 ; Vacelet & Boury-Esnault 1995) ont relancé l'exploration systématique de ces milieux. C'est ainsi qu'une étrange boîte rigide, d'environ 1 cm de large et fermée en haut par un clapet a attiré l'attention de H. Zibrowius. Son aspect, inhabituel pour une ascidie, a retardé son identification, car C. Monniot n'était d'abord pas prêt à reconnaître comme une ascidie le premier exemplaire qui ne contenait que quelques lambeaux de tissus. Des malacologistes consultés ont interprété des spécimens vides comme des capsules ovigères de gastropodes (un nom de famille a même été avancé). Les circonstances anecdotiques de cette découverte (en fait, de redécouverte) sont à la hauteur de l'histoire embrouillée de l'espèce.

Les spécimens qui sont à l'origine du présent travail proviennent de la grotte des Trois Pépés (voir ci-dessous). Or, des trouvailles fortuites dans des prélèvements anciens ont permis de trouver 11 spécimens, dont certains en bon état (récoltes en plongée par H. Zibrowius à Marseille et en Adriatique et résidus de dragages par *La Calypso* en mer Egée, pour le compte de la station marine d'Endoume).

Dès la dissection il est apparu que l'animal appartenait au genre *Rhodosoma* Ehrenberg, 1828, mais en aucun cas à *R. turcicum* (Savigny, 1816), espèce pantropicale habituellement considérée comme l'unique représentant de ce genre. À ce propos et depuis 50 ans tous les ascidiologues étaient d'accord pour n'admettre qu'une seule espèce. C'est seulement en effectuant une recherche bibliographique détaillée sur les descriptions de *Rhodosoma* en Méditerranée que nous nous sommes aperçus que l'ascidie en question avait déjà été décrite par Lacaze-Duthiers (1865) sous le nom de *Chevreulius callensis*, des côtes d'Algérie. En tant que *Rhodosoma callense* (Lacaze-Duthiers, 1865) elle fut retrouvée par Heller (1875) et Traustedt (1883). Pérès (1956, 1959) l'a décrite sous le nom de *R. verecundum* qui est en réalité un synonyme plus récent de *R. turcicum*. *R. callense* avait donc disparu en tant que tel des listes faunistiques de Méditerranée au profit de l'espèce pantropicale *R. turcicum*. Celle-ci, décrite à l'origine de mer Rouge est d'ailleurs entrée en Méditerranée où elle a été reconnue sur la côte du Liban. C'est une espèce lessepsienne, passée par le canal de Suez.

SYSTÉMATIQUE

Rhodosoma callense (Lacaze-Duthiers, 1865) (Figs 1 ; 2)

Chevreulius callensis Lacaze-Duthiers, 1865 : 293, pl. 5.
Rhodosoma callense. – Heller, 1875 : 120, pl. 6, figs 1-15 ; Traustedt, 1883 : 453.
Rhodosoma verecundum. – Pérès, 1956 : 298 ; Pérès et Picard 1956 : 250 ; Pérès 1959 : 311.

MATERIEL EXAMINE. — 11 spécimens (deux en bon état, trois en mauvais état, les autres à l'état de tuniques vides ou ne contenant que des lambeaux de manteau) provenant de cinq localités nouvelles MNHN n° P4 Rho 16. Six spécimens en mauvais état en partie desyhdratés correspondant au matériel étudié par Pérès (1956 et 1959) MNHN n° P4 Rho 8.

REDESCRIPTION
R. callense a un aspect extérieur inhabituel pour une ascidie puisque sa tunique est mince, rigide et cassante. De couleur brunâtre un peu translucide (que les exemplaires soient vivants ou fixés), elle constitue une boîte pourvue d'un clapet ayant fonction de couvercle hermétique. La forme externe (Fig. 1 A, B) varie avec l'orientation de l'animal par rapport au substrat et les irrégularités de celui-ci. En général, la forme tend à être subcylindrique, bombée vers l'avant. Le clapet, à la face supérieure, est articulé à la boîte par un pli rectiligne distinct. Le bord libre du clapet décrit approximativement un demi-cercle (Fig. 1B). Fermé, le clapet reste bloqué dans une position précise un peu en retrait par rapport au rebord de la boîte et ne peut pénétrer plus avant dans la boîte. À l'intérieur, l'animal est fixé sur son côté droit. Ses siphons s'ouvrent dans une dépression au bord de l'ouverture de la boîte,

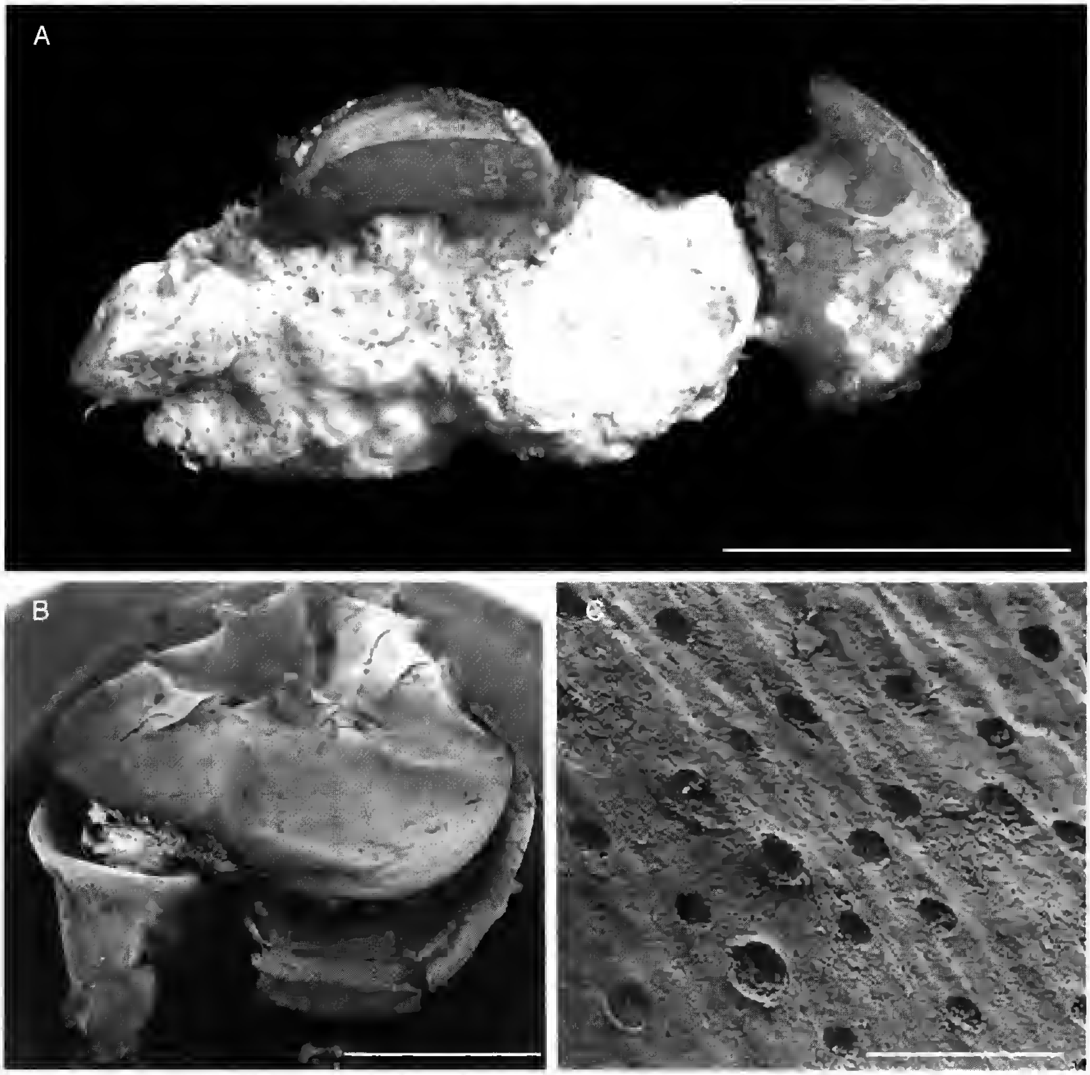


FIG. 1. — *Rhodosoma callense* ; **A**, deux exemplaires fixés sur des concrétions calcaires (bryozoaires subfossiles) ; **B**, individu un peu brisé (microscope à balayage après déshydratation au point critique) ; **C**, détail de la surface du clapet. Échelles : A, 1 cm ; B, 0,5 cm, C, 50 µm.

sous le clapet. Le clapet est une différenciation de la tunique de la face droite (Fig. 1A, B).

La tunique est mince, rigide et cassante. Elle contient des vésicules avec un petit granule en leur centre (Fig. 1C). Les rebords du cylindre et du clapet sont un peu épaissis et couverts de très petites papilles rigides. La partie de la tunique qui entoure les siphons est molle et souple et se raccorde à la tunique dure en retrait des bords de la boîte et du clapet. Au contact du substrat elle est très fine, souple et en épouse toutes les aspérités. Il n'y a pas d'épibiontes malgré la rigidité exceptionnelle de la tunique.

Le manteau est très déformé car la face droite du corps est beaucoup plus développée que la face gauche (Fig. 2A). La musculature est formée de

sept muscles, non en forme de rubans plats comme chez la plupart des ascidies mais en cylindres, dans la partie antérieure du corps et de quatre muscles dans la partie postérieure qui constituent les principaux muscles rétracteurs du clapet (Fig. 2A). Les deux extrémités de ces muscles sont engainées dans des petits cylindres de tunique molle faisant saillie à la face interne du clapet et sur la surface de fixation de l'animal. La musculature radiaire des siphons est asymétrique (Fig. 2A). Les fibres de droite forment des rubans épais implantés sur la face interne du clapet. Les fibres de gauche se réunissent en un faisceau antérieur pour le siphon buccal et postérieur pour le siphon cloacal. Les deux faisceaux sont implantés à côté des muscles rétracteurs du clapet. À gauche, sur l'espace situé entre les siphons et la marge de la tunique dure de la boîte, se trouve une série de muscles circulaires fins formant un arc appuyé sur les muscles rétracteurs du clapet. Quelques fibres en Y relient le manteau au rebord de la boîte. Il n'existe aucun muscle sur le manteau qui se trouve au contact de la partie interne de la boîte. Sur du matériel frais les tissus sont incolores et les muscles sont visibles à travers la tunique sous la forme d'étroites bandes jaunes.

Le bord des siphons est ondulé. On compte 12 tentacules filiformes implantés sur une large embase en un ou deux ordres de taille. Le bourrelet péricoronal est formé d'une seule crête très élevée surmontant un gros vaisseau, il forme un V profond dorsal. Le V est accentué par la forme ovale du siphon buccal. Le ganglion nerveux est globuleux situé un peu à droite de l'axe dorsal. Le tubercule vibratile est un simple orifice creusé dans l'épaisseur du bourrelet péricoronal. Le raphé est formé de grandes languettes pointues.

La branchie compte environ 35 rangées de stigmates, avec 40 sinus longitudinaux à droite et seulement 25 à gauche. Cette différence correspond à la torsion du corps. Les sinus sont portés par des papilles dressées au dessus des sinus transverses. Les stigmates sont grands, largement ouverts ; en général il y en a deux par maille branchiale (Fig. 2C).

Le tube digestif (Fig. 2A) forme une courte boucle qui n'occupe que la moitié de la face ventrale droite. L'estomac présente des sillons nets. Il y a un post-estomac bien différencié. Le rectum est long et s'ouvre près du siphon cloacal par un anus à marge lisse. L'ensemble de la boucle intestinale est enrobé dans un tissu opaque qui contient un ovaire et un testicule diffus.

Remarques

La structure de *Rhodosoma callense* ne diffère par aucun caractère tranché de celle de *R. turcicum* mais découle d'une série de modifications. Le corps de *R. turcicum* est généralement allongé, beaucoup plus long (deux à cinq cm) et fixé par la face droite, les siphons étant recouverts par un clapet épais et non complètement jointif. La tunique est épaisse avec de très nombreuses vésicules et hérissée de papilles pointues surtout sur le clapet. Les papilles ont un développement variable selon la région d'origine des individus mais sont toujours présentes. La consistance de la tunique évoque celle d'une *Ascidia*. Le plan général de la musculature est le même avec la présence de grands muscles rétracteurs du clapet. Ces muscles sont attachés à la tunique dans des dépressions creusées dans l'épaisseur de la tunique au lieu de gaines cylindriques saillantes chez *R. callense*. La forme des siphons et des tentacules est identique chez les deux espèces. Les tentacules sont moins nombreux chez *R. callense* mais cela peut être lié à la taille plus réduite. La forme particulière du bourrelet péricoronal est la même chez les deux espèces mais le tubercule vibratile est toujours très gros chez *R. turcicum* alors qu'il est presque invisible chez *R. callense*. Le reste de la morphologie ne présente que des modifications de détail liées à la différence de la forme du corps.

La tunique de *R. callense* présente un aspect inhabituel pour une ascidie phlébobranche mais qui ne peut être considéré comme unique. Beaucoup d'espèces d'*Ascidia* possèdent des papilles contenant une petite vésicule sanguine. La sclérification de la partie externe de la tunique est un caractère général. Il arrive souvent de trouver des ascidies mortes en place dont le corps et la partie interne de la tunique ont disparu au point qu'il ne reste que la mince couche sclérifiée extérieure de la tunique. Il est rare que l'ensemble de la tunique prenne cet aspect sclérifié. C'est la règle dans le genre *Chelyosoma* (qui appartient

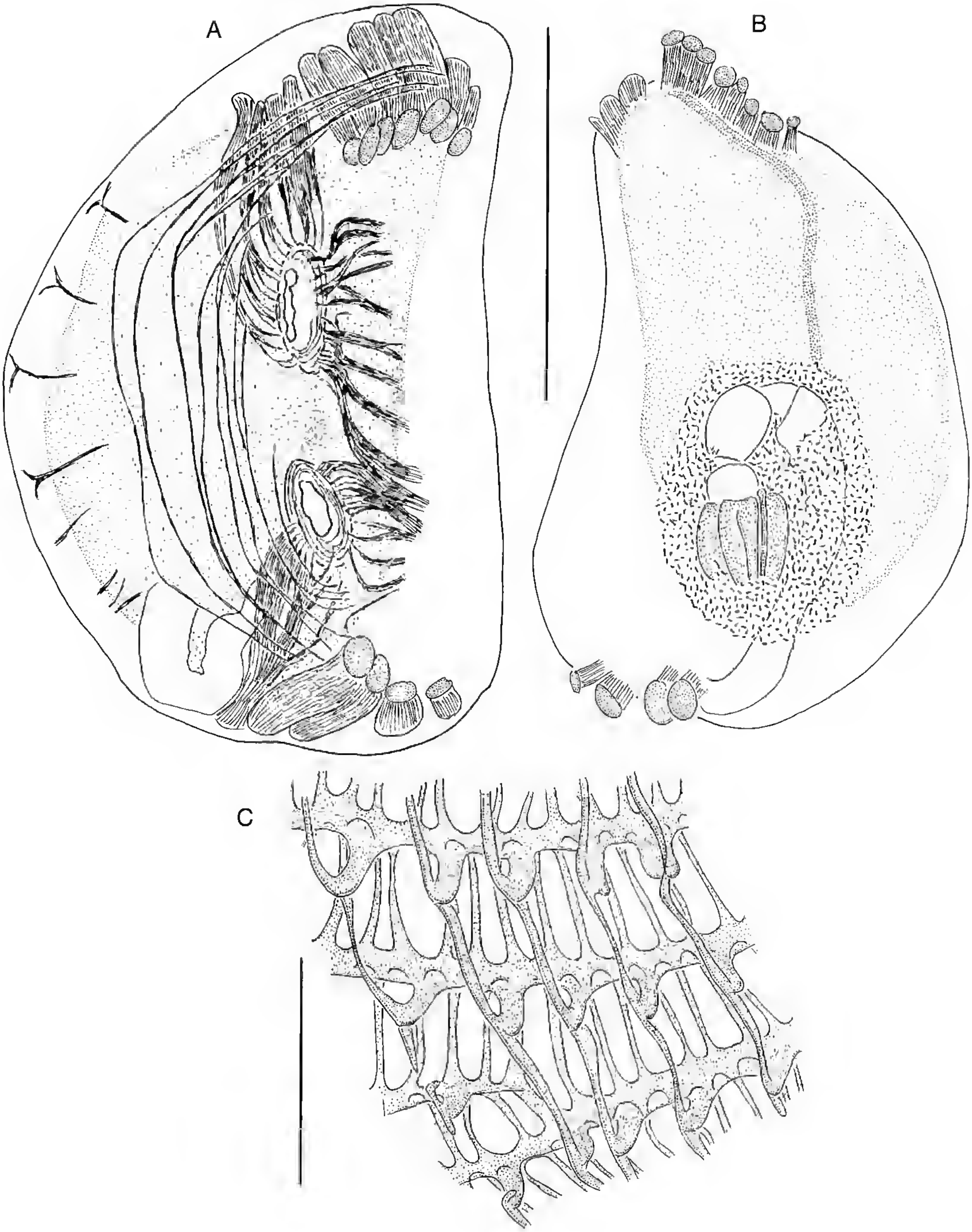


FIG. 2. — *Rhodosoma callense* ; **A**, **B**, exemplaires dépouillés de leur tunique vus par les faces dorsale et ventrale ; **C**, détail de la branchie. Échelles : A, B, 5 mm ; C, 0,5 mm.

d'ailleurs à la même famille que *Rhodosoma*), dont la tunique est formée de plaques rigides séparées par de minces bandes de tunique fine. Dans ce genre la musculature présente aussi des adaptations liées aux plaques tunicales. Chez ces espèces, les muscles sont accrochés aux plaques par des petites gaines saillantes comme chez *R. callense*.

HISTORIQUE DE L'ESPÈCE

Comment une espèce bien identifiée à la fin du XIXe siècle a-t-elle pu tomber dans l'oubli ? Le genre *Rhodosoma* présente deux caractères rares chez les ascidies : un clapet de tunique recouvrant les siphons et un tube digestif situé à droite. Ainsi, presque tous les auteurs qui ont rencontré des *Rhodosoma* ont créé un genre nouveau. Savigny (1816) décrit un *Rhodosoma* pour la première fois en mer Rouge et le place dans le genre *Phallusia* Savigny, 1816. Ehrenberg (1828) décrit en mer Rouge *Rhodosoma verecundum*. Stimpson (1855) décrit deux espèces au Japon du genre nouveau *Schizascus*. Macdonald (1862) décrit d'un récif entre l'Australie et la Nouvelle-Calédonie *Pera huxleyi*, nom qu'il transforme en *Pteroides* en 1864, *Pera* étant préoccupé. Enfin Lacaze-Duthiers (1865) décrit le *Chevreulius callensis*.
Dès 1866, Alder puis Mörch (1866) mettent en synonymie *Chevreulius*, le premier avec *Schizascus*, le second avec *Rhodosoma*. Heller (1875) et Traustedt (1883) retrouvent et redécrivent *R. callense* dans l'Adriatique et à Naples. Ces même auteurs, Heller (1878) et Traustedt (1882) découvrent et décrivent de nouvelles espèces de *Rhodosoma* aux Antilles, qu'ils considèrent comme différentes de *R. callense*. Dans toutes ces descriptions, la structure de la tunique n'a pas fait l'objet d'une attention particulière au point que Traustedt (1882) sépare l'espèce des Antilles de *R. callense* uniquement par la forme du tubercule vibratile.
Hartmeyer (1901) revoit l'ensemble du problème, confirme que tous ces genres sont synonymes et reconnaît six espèces sur des détails d'ornementation. Van Name (1918), examinant les *Rhodosoma* du Pacifique et de l'océan Indien conclut à l'existence d'une seule espèce dans ce secteur, puis en 1921 constate que les espèces atlantiques sont aussi à y rattacher. Il utilise le terme de *R. pellucidum* (Stimpson, 1855). *R. callense* n'est pas mentionné dans ces travaux. Hartmeyer & Michaelsen (1928) suivent l'opinion de Van Name et regroupent toutes les espèces tropicales sous le nom de *R. turcicum* (Savigny, 1816). Ne tenant pas compte des différences des tuniques, ils considèrent *R. callense* comme une espèce peut-être distincte à cause de la forme de son tubercule vibratile (!). Salfi (1931) cite *R. callense* dans sa faune de Naples mais n'a pas revu l'espèce. Pérès (1944) redécrit complètement l'espèce d'après des exemplaires de Suez sous le nom de *R. verecundum* car il s'étonnait que Savigny (1816) n'ait pas décrit le clapet. Il compare ses échantillons à la description de Lacaze-Duthiers mais sans mettre formellement en synonymie les deux espèces. Enfin Van Name (1945) met en synonymie *R. callense* avec *R. turcicum* sans jamais avoir revu l'espèce méditerranéenne ni justifié cette décision.
Lorsque Pérès (1956) retrouve *R. callense* sur le seuil Siculo-Tunisien, puis en 1959 en mer d'Alboran, il l'assimile à l'espèce pantropicale décrite par Van Name (1945) en discutant le nom de *R. turcicum* qu'il remplace par *R. verecundum* sans faire la moindre allusion à sa description de 1944. Il est curieux que dans son travail de 1958 dans lequel il dresse la liste des ascidies de Méditerranée il n'ait pas relevé les descriptions précises du *Rhodosoma* méditerranéen par Lacaze-Duthiers, Heller, Traustedt et Salfi.

ÉCOLOGIE ET RÉPARTITION

Aucune épifaune n'a été observée sur les spécimens vivants de *R. callense* bien que la surface rigide de la tunique (boîte et clapet) paraisse favorable à l'implantation d'une épifaune (bryozoaires, Serpulidae...). En effet la plupart des ascidies présentant une tunique à surface sclérifiée sont recouvertes d'épibiontes comme les *Microcosmus*. Mais ce n'est pas toujours le cas, *Pyura tessellata* (Forbes & Hanley, 1848) à tunique formée d'écailles rigides, et qui vit dans le même milieu que *R. callense* ne présente pas

TABLEAU 1. — Le tableau ci-dessous, regroupant nos stations nouvelles avec les récoltes anciennes d'après la littérature donne un aperçu des milieux habités par l'espèce et de sa large répartition en Méditerranée.

Répartition	Coordonnées géographiques	Profondeur	Matériel
		Nouvelles stations	
Méditerranée nord-occidentale, France, Marseille	43°10,5'N, 5°24,1'E	50 m	Grotte dans le seuil entre les îles Riou et Grand Gonglu, dans des concrétions au plafond (plongée, H. Zibrowius, 31.III.1971). Deux spécimens (diamètre 8 mm, hauteur 5 mm avec masse viscérale en bon état ; second spécimen 5 mm de diamètre, masse viscérale en mauvais état).
Méditerranée nord-occidentale, France, La Ciotat	43°09,9'N, 5°36,1'E	19-20 m	Grotte des Trois Pépés, parois à environ 25 m de l'entrée, dans des concrétions (plongée J. G Harmelin, 15.I.1993). Deux spécimens (diamètre 10 mm, hauteur 2 mm, tunique ne contenant que quelques lambeaux de tissus ; second spécimen tunique vide).
Nord de l'Adriatique, Croatie, côte sud-ouest de l'île Prvic (Grgurov Kanal)	approx. 44°55'N, 14°40'E	45 m	Dans concrétions coralligènes (plongée, H. Zibrowius, 2.VIII.1971). Trois spécimens (diamètre 10 et 8 mm, hauteur 8 mm, masses viscérales en mauvais état, le troisième spécimen à l'état de débris).
Nord de la mer Égée, pointe est de l'île Sergitsi (ou Siderites, au nord de Limnos)	approx. 40°N, 25°E	76-85 m	Dans des concrétions coralligènes (dragage *Calypso*, stn 1607, 3.VI.1960). Un spécimen vide à sec.
Sud de la mer Égée, haut fond entre la Crète et Kassos	35°10,3'N, 26°38,4'E	150 m	Sur bloc de pierre ponce concrétionné (dragage *Calypso*, stn 37, 15.V.1964). Trois spécimens prélevés par J. Picard (diamètre 10 mm, hauteur 5 mm, disséqué et conservé sur lames ; diamètre 8 mm, hauteur 4 mm non disséqué ; un spécimen de 7 mm de diamètre en mauvais état). L'un des spécimens était l'hôte d'une femelle de copépode du genre *Notodelphys*.
		Stations anciennes (d'après la littérature)	
Mer d'Alboran	35°49'N, 3°14,4'W	79-84 m	Probablement dans des concrétions coralligènes dont la présence est confirmée (dragage *Calypso*, stn 1293, 3.IX.1958). Un spécimen (Pérès 1959).
Golfe de Naples	approx. 40°45'N, 14°20'E	profondeur? sans précision	Deux spécimens (Traustedt 1883).
Est de l'Algérie, près de El Kala (La Calle)	approx. 35°53'N, 8°29'E	profondeur?	Fonds à corail rouge (Lacaze-Duthiers 1865).
Seuil Siculo-Tunisien, banc de la Sentinelle entre la Tunisie et la Sardaigne	38°02,1'N, 9°42'E	110 m	Probablement dans des concrétions coralligènes dont la présence est confirmée (dragage *Calypso*, stn 567, 6.IX.1954). Un spécimen vivant et un mort (Pérès & Picard 1956 ; Pérès 1956).
Seuil Siculo-Tunisien, banc Medina au sud-est de Malte	35°58'N, 15°14'E	164 m	Dans des cavités de blocs concrétionnés (dragage *Calypso*, stn 535, 30.VIII.1954). Quatre spécimens (Pérès & Picard 1956 ; Pérès 1956).
Adriatique, Croatie, sud de la Dalmatie, île Hvar (Lesina)	43°10'N, 16°27-E		Coll. G. Buchich (Heller 1875).

d'épibiontes. Stoecker (1978) a montré que l'acidité de la tunique (pH < 2) est l'un des facteurs qui empêchent la fixation de l'épifaune. Nous ne disposons pas de mesure du pH dans la famille des Corellidae, mais l'ascidiologue japonais T. Tokioka (comm. pers.) assure qu'au Japon, les espèces de Corellidae du genre *Chelyosoma* étaient parfois consommées pour leur goût fortement acidulé. D'autres facteurs, teneur en vanadium ou présence de métabolites secondaires toxiques peuvent aussi interdire le recouvrement des ascidies par d'autres organismes.

R. callense n'a jamais encore été trouvé formant des populations abondantes. On le connaît d'après des individus isolés provenant des grottes sous-marines et des fonds concrétionnés, à des profondeurs d'environ 20 à 150 m. C'est une espèce apparemment typique des anfractuosités du coralligène.

Les premières récoltes au XIX[e] siècle ont été liées à l'exploitation du corail rouge, pêche artisanale qui fournissait aux naturalistes beaucoup de formes nouvelles. C'est le cas aussi par exemple de diverses espèces de polychètes Serpulidae donr les tubes hautement caractéristiques, étaient connus (certains à titre de « Vermetus ») des auteurs anciens bien avant que les espèces ne fussent décrites en détail (Zibrowius 1972).

En ce qui concerne les grottes sous-marines, il y a eu, pour le moment, deux récoltes confirmées, l'une dans la grotte des Trois Pépés à La Ciotat (grotte caractérisée par une faune particulière), l'autre dans une grotte « banale » à Marseille mais relativement profonde (50 m). *R. callense* est probablement plus largement répandu dans les grottes sans toutefois y être abondant.

Actuellement, l'espèce est connue uniquement par des récoltes en Méditerranée de la mer d'Alboran jusqu'à la mer Égée, en passant par le détroit siculo-tunisien et l'Adriatique. Il est trop tôt pour y voir un cas d'endémisme méditerranéen. L'espèce est cryptique et les milieux qu'elle affecte en Méditerranée sont peu explorés dans le proche Atlantique.

Remerciements

Nous avons bénéficié de spécimens prélevés par J.- G. Harmelin dans la grotte des Trois Pépés et par J. Picard en mer Egée lors des campagnes de *La Calypso* pour le compte de la station marine d'Endoume.

RÉFÉRENCES

Alder J. 1863. — On the *Chevrelius callensis* of Lacaze-Duthiers. *Annals and Magazine of Natural History* (3) 17: 152-153.

Ehrenberg C. G. 1828. — *Zoologica, in Symbolae Physiscae*. I : *Praefactio*, fol. 3. Berolini.

Harmelin J.- G., Vacelet J. & Vasseur P. 1985. — Les grottes sous-marine obscures : un milieu extrême et un remarquable biotope refuge. *Téthys* 11 (3-4) : 214-229.

Hartmeyer R. 1901. — Zur Kenntnis des Genus *Rhodosoma* Ehrenb. *Archiv für Naturgeschichte* 1901 suppl.: 151-168.

Hartmeyer R. & Michaelsen W. 1928. — Ascidiae Diktiobranchiae und Ptychobranchiae. *Fauna Südwest-Australiens* 5: 251-460.

Heller C. 1875. — Untersuchungen über die Tunicaten des Adriatischen und Mittelmeeres. II. *Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien* 34: 107-125.

Heller C. 1878. — Beiträge zur näheren Kenntnis der Tunicaten. *Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Classe der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften*, Wien 37 (1): 241-275.

Lacaze-Duthiers H. 1865. — Sur un genre nouveau d'ascidien, le *Chevreulius callensis*, Lac.-Duth. *Annales de Sciences naturelles, Zoologie* (5) 4: 293-316.

Logan A. & Zibrowius H. 1994. — A new genus and species of rhynchonellid (Brachiopoda, Recent) from submarine caves in the Mediterranean Sea. *Marine Ecology (PSZNI)* 15 (1): 77-88

Macdonald J. D. 1862. — On a new genus of Tunicata occurring on one of the Belonna Reefs. *Proceedings of the Linnean Society of London* 22: 78-81.

Macdonald J. D. 1864. — On the representative relationships of the fixed and free Tunicata, regarded as two subclasses of equivalent value; with some general remarks on their morphology. *Transactions of the Royal Society of Edimburg* 23 (2): 171-183.

Mörch O. 1866. — Note on the genus *Chevreulius* of Lacaze-Duthiers. *Annals and Magazine of Natural History* (3) 17: 411-414.

Pérès J.- M. 1944. — Notes anatomiques sur *Rhodosoma verecundum* Ehrbg. (Ascidie Phlébobranche). *Bulletin de l'Institut océanographique* 857 : 1-8.

Pérès J.- M. 1956. — Études sur le seuil Siculo-Tunisien. 2 : Ascidies, *in* Résultats scientifiques des campagnes de *La Calypso*, fascicule 2. *Annales de l'Institut océanographique* 32 : 265-304.

Pérès J.- M. 1958. — Origine et affinités du peuple-

ment en ascidies de la Méditerranée. *Rapport de la Commission internationale pour l'exploration de la Mediterranée*, nouvelle série 14 : 493-502.

Pérès J.- M. 1959. — Campagne de *La Calypso* en mer d'Alboran et dans la baie Ibéro-Marocaine (1958). 1 : Ascidies, *in* Résultats scientifiques des campagnes de *La Calypso*, fascicule 4. *Annales de l'Institut océanographique* 41 : 295-313.

Pérès J.- M. & Picard J. 1956. — Études sur le seuil Siculo-Tunisien. 1 : Recherches sur les peuplements benthiques du seuil Siculo-Tunisien, *in* Résultats scientifiques des campagnes de *La Calypso*, fascicule 2. *Annales de l'Institut océanographique* 32 : 233-264.

Salfi M. 1931. — Gli Ascidiacei del Golfo di Napoli. *Pubblicazioni della Stazione zoologica di Napoli* 11: 293-360.

Savigny J. C. 1816. — *Mémoires sur les animaux sans vertèbres* 2 (1-3): 1-239.

Stimpson W. 1855. — Descriptions of some new marine invertebrata from the Chinese and Japanese Seas. *Proceedings of the American Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 7: 374-384.

Stoeker D. 1978. — Resistance of a tunicate to fouling. *Biological Bulletin* 155: 615-626.

Traustedt M. P. A. 1882. — Vestindiske Ascidiae Simplices, Forste Afdeling. Phallusiadae. *Videnskabelige meddelelser fra den naturhistoriske Forening* 1881: 257-288.

Traustedt M. P. A. 1883. — Die einfachen Ascidien (Ascidiae simplices) des Golfes von Neapel. *Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel* 4: 448-488.

Vacelet J. & Boury-Esnault N. 1995. — Carnivorous sponge. *Nature* 373 (6512): 333-335.

Vacelet J., Boury-Esnault N. & Harmelin J.- G. 1994. — Hexactinellid cave, a unique deep-sea habitat in the scuba zone. *Deep-Sea Research* 41 (7): 965-973.

Van Name W. G. 1918. — Ascidians from the Philippines and adjacent waters. *Bulletin of the United States National Museum* 100 (1): 49-174.

Van Name W. G. 1921. — Ascidians of the West Indian region and south eastern United States. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 44: 283-494

Van Name W. G. 1945. — The North and South American ascidians. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 84: 1-476.

Zibrowius H. 1972. — Mise au point sur les espèces méditerranéennes de Serpulidae (Annelida Polychaeta), décrites par Stefano Delle Chiaje (1822-1829, 1841-1844) et Oronzio Gabriele Costa (1861). *Tethys* 4 (1) : 113-126.

Soumis le 13 octobre 1998 ;
accepté le 26 février 1999.

La macrofaune d'invertébrés benthiques des écosystèmes à salinité variable le long des côtes atlantiques de l'Afrique tropicale ; variations de la biodiversité en relation avec les conditions climatiques actuelles (précipitations) et l'histoire climatique régionale

Pierre LE LOEUFF
IRD, Centre de Bretagne, BP 70, F-29280 Plouzané (France)
leloeuff@ird.fr

Le Loeuff P. 1999. — La macrofaune d'invertébrés benthiques des écosystèmes à salinité variable le long des côtes atlantiques de l'Afrique tropicale ; variations de la biodiversité en relation avec les conditions climatiques actuelles (précipitations) et l'histoire climatique régionale. *Zoosystema* 21 (3) : 557-571.

RÉSUMÉ

La biodiversité de la faune benthique margino-littorale ouest-africaine, déterminée à partir d'une étude bibliographique exhaustive, est plus faible sur les côtes où le climat est le plus aride (Mauritanie, Angola) ou relativement sec (Sénégambie, Ghana-Togo-Bénin). Elle est plus forte dans les régions bien arrosées par les pluies (de la Guinée-Bissau au Liberia, du Nigeria au Gabon), ou alimentées par des fleuves puissants (Côte-d'Ivoire, Congo). L'analyse de la composition faunistique sépare aussi les deux types de régions. Les sévères contraintes périodiques sous les climats secs et arides (sursalures, anoxies...), encore accentuées dans les décennies 1970-1980, sont en effet défavorables à l'installation de certaines espèces et communautés, malgré des aptitudes remarquables démontrées comme dans le cas du bivalve *Senilia senilis* sur le banc d'Arguin (Mauritanie). Cette situation est aussi la conséquence des événements paléoclimatiques du Quaternaire ; en période de grande sécheresse, les espèces ont pu trouver refuge dans les aires littorales plus humides : de la Guinée à la Côte-d'Ivoire, d'une part, du Nigeria au Congo d'autre part.

MOTS CLÉS
Atlantique oriental tropical, milieux margino-littoraux, faune benthique, biodiversité, pluviométrie, paléoclimats.

ABSTRACT

The benthic macrofauna of the variable salinity waters ecosystems along the Atlantic coast of tropical Africa: biodiversity variations with the current climatic conditions (rainfall) and the regional climatic history.

The West African margino-littoral benthic fauna biodiversity, defined from an exhaustive bibliographical study, is lower in arid (Mauritania, Angola) or subarid climates (Senegambia, from Ghana to Benin) and higher in humid regions (from Guinea-Bissau to Liberia and from Nigeria to Gabon) or in regions with large rivers (Ivory Coast, Congo). Under arid and dry climates, periodical severe conditions (high salinity, anoxia...), dramatically increased during the 1970-1980 decades, are not favourable to the settlement of species and communities, despite the remarkable adaptative response of some species like the bivalve *Senilia senilis* on the Banc d'Arguin (Mauritania). This situation is also the consequence of Quaternary palaeoclimatic events; during the driest periods, species may have survived in refuges found on the still humid climate coasts, from Guinea to Ivory Coast and from Nigeria to Congo.

KEY WORDS
Eastern tropical Atlantic, margino-littoral systems, benthic fauna, biodiversity, rainfall, palaeoclimates.

INTRODUCTION

Les lagunes, les estuaires et les mangroves de l'Afrique de l'Ouest sont des écosystèmes à salinité variable, saumâtres ou sursalés. On parlera de domaine margino-littoral. Ce terme, proposé par Lévy (1970) et repris par Lang et Paradis (1977) ainsi que par Zabi et Le Loeuff (1992), a été critiqué, non sans arguments, par Plaziat (1982), surtout quand il s'agit de paléo-milieux. Il est cependant employé dans ce texte par commodité et en raison de son caractère évocateur. La faune tropicale d'invertébrés benthiques margino-littoraux ouest-africains occupe les côtes comprises entre le cap Blanc (Mauritanie) au nord et le cap Frio (frontière Angola-Namibie) au sud (Fig. 1). Au-delà de ces limites, la présence de conditions environnementales défavorables sur le littoral des déserts du Sahara et de Namibie (côtes battues, accores, présence d'un upwelling permanent) ne permet plus à cette faune de rencontrer les biotopes où elle pourrait s'installer : les brachyoures *Panopeus africanus* A. Milne Edwards, 1867 et *Uca tangeri* (Eydoux, 1835) sont les seuls à avoir une répartition atteignant le Sud-Portugal, celle du gastropode *Natica marochiensis* Gmelin, 1790 remontant jusqu'au Maroc.

De précédentes études (Zabi & Le Loeuff 1992, 1993 ; Le Loeuff & Zabi 1993 ; Le Loeuff 1999) ont déjà mis en évidence des disparités dans la répartition de nombreuses espèces, certains secteurs n'abritant qu'une fraction limitée de la faune (estuaires et lagunes du Sénégal, du Ghana, du Bénin) alors que d'autres sont nettement plus riches (estuaires des rivières de la Sierra Leone, lagune Ébrié en Côte-d'Ivoire, estuaires du Wouri au Cameroun et du fleuve Congo). Cette répartition, observée aujourd'hui, est le résultat de l'interaction entre les conditions climatiques actuelles et les événements paléoclimatiques.

L'approvisionnement en eau des milieux margino-littoraux par les pluies et les rivières est l'un des facteurs les plus importants parmi ceux dont dépendent les conditions de vie des peuplements benthiques (Monteillet & Plaziat 1979), en agissant directement sur la salinité, la concentration en oxygène, la turbulence, le taux de matière organique et minérale en suspension ; l'état de plus ou moins forte dessiccation des sédiments sur les hauts-fonds dépend également de l'intensité et de la durée des saisons sèches et humides...

La pluviométrie est l'un des paramètres climatiques les mieux suivis depuis de nombreuses années en Afrique de l'Ouest et de nombreuses études paléoclimatiques ont permis d'acquérir des connaissances relativement précises sur son évolution au cours du quaternaire.

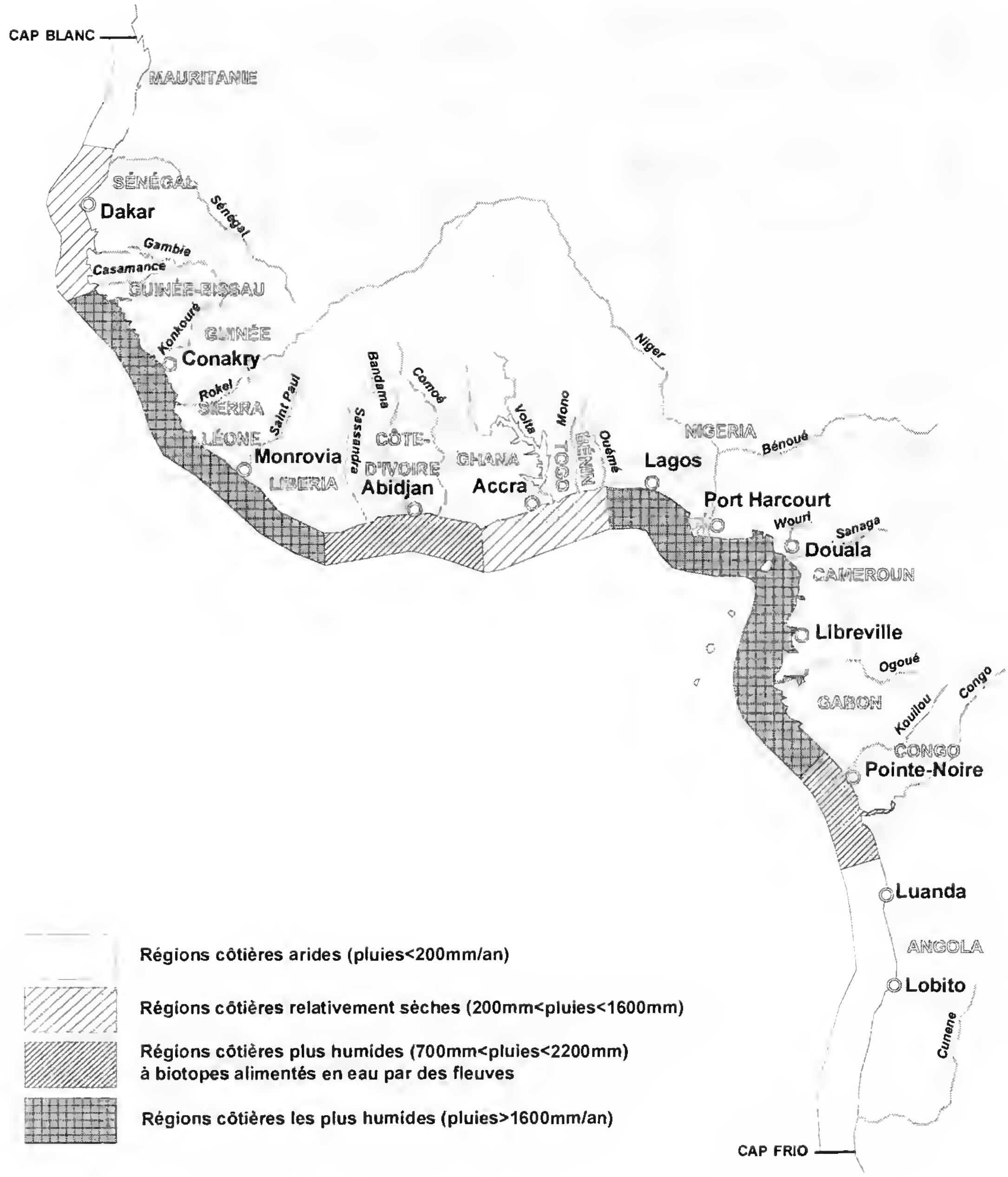


FIG. 1. — Le littoral atlantique tropical de l'Afrique avec indication des huit provinces climatiques déterminées par le niveau des précipitations (moyennes annuelles).

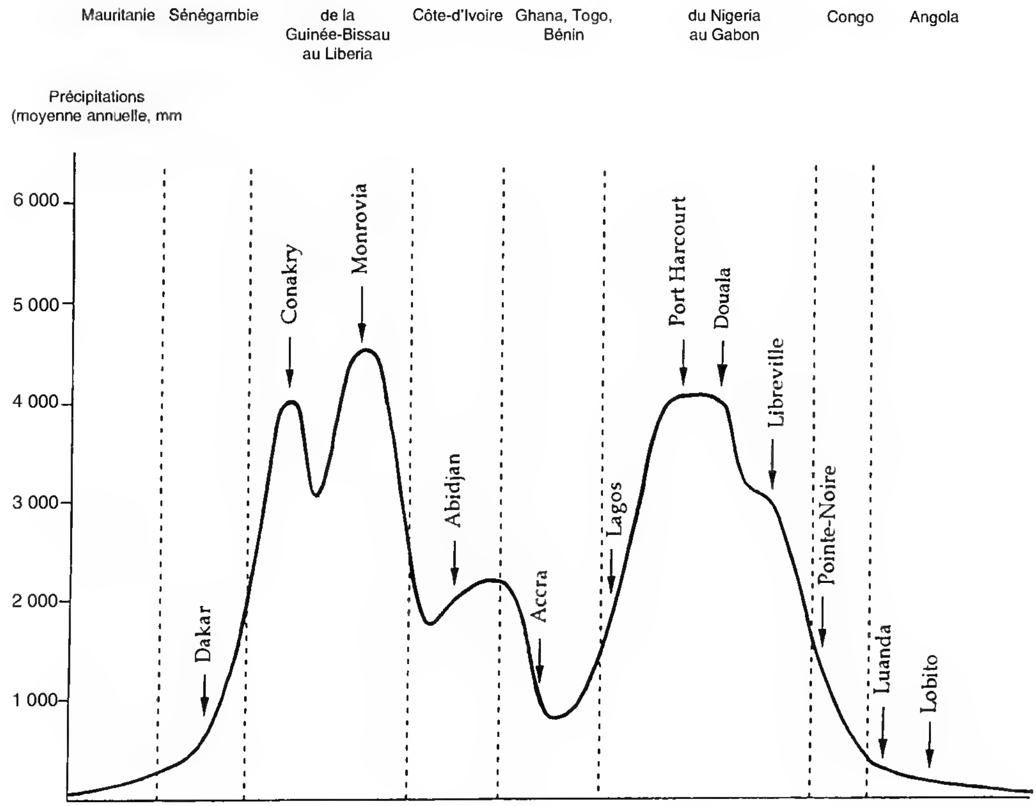


FIG. 2. — Courbe des précipitations moyennes annuelles le long du littoral atlantique tropical de l'Afrique (d'après la carte de L'Hôte et Mahé 1996). Les différentes provinces climatiques sont limitées par des pointillés.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Nous avons choisi d'étudier la répartition des espèces benthiques appartenant aux groupes zoologiques les mieux connus, annélides polychètes, crustacés pagurides et brachyoures, mollusques gastéropodes et bivalves. L'essentiel de la littérature consacrée à la systématique de ces groupes en Afrique de l'Ouest, depuis la fin du XIXe siècle, a été examiné. Les publications les plus complètes sont celles de Augener (1918), Zabi & Le Loeuff (1994) pour les polychètes, de Forest (1956, 1958, 1966) pour les pagures, de Manning & Holthuis (1981) pour les brachyoures, de Cosel (en préparation) pour les mollusques bivalves. L'inventaire bibliographique de Bouchet *et al.* (1982) sur la malacologie ouest-africaine a été très utile pour consulter une littérature abondante et dispersée. Les études d'écologie des populations et des peuplements (références dans Zabi & Le Loeuff 1992, 1993) ont également été analysées.

Il ressort de ce travail de recherche bibliographique que, depuis la fin du XIXe siècle, de nombreux naturalistes ont parcouru le littoral atlantique de l'Afrique tropicale pour réaliser leurs récoltes, si bien qu'on ne connaît guère de régions qu'ils aient laissées inexplorées. Les travaux d'écologie menés sur les écosystèmes à salinité variable restent encore trop peu nombreux. Les littoraux de la Sénégambie, de la Sierra Leone, de la Côte-d'Ivoire, du Nigeria, du Cameroun, du Congo et à un moindre degré de la Guinée et du Ghana ont été les mieux étudiés

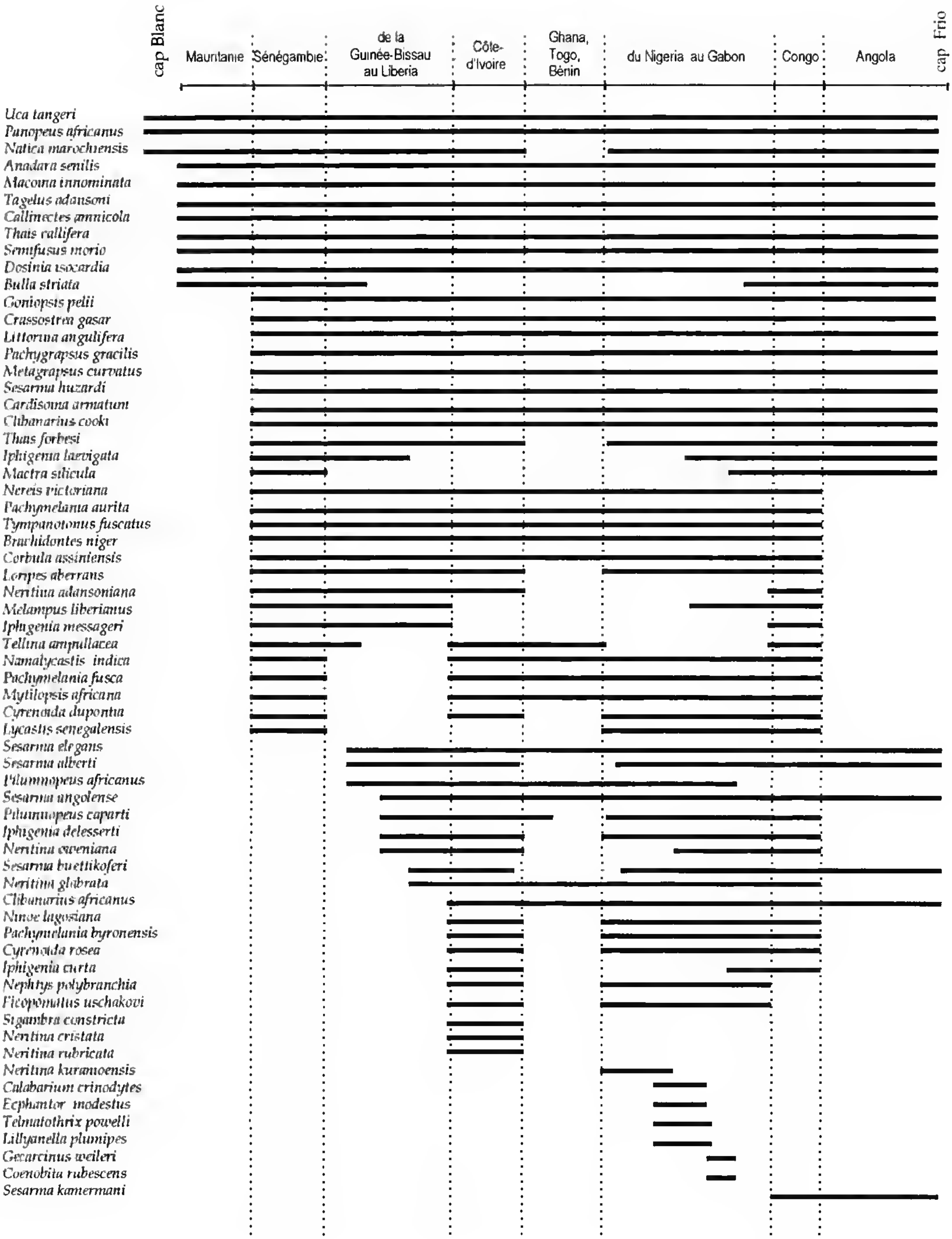


FIG. 3. — Les 64 espèces benthiques margino-littorales (annélides polychètes, crustacés brachyoures et pagurides, mollusques gastropodes et bivalves) et leur répartition le long du littoral atlantique tropical de l'Afrique.

alors que les connaissances sur les estuaires, les lagunes et les mangroves du Liberia, du Gabon et de l'Angola restent encore très insuffisantes.
Toute la faune vivant exclusivement ou presque en milieu margino-littoral et appartenant aux groupes zoologiques retenus, soit au total 64 espèces, fait l'objet de cette étude ; n'ont pas été pris en compte les invertébrés franchement marins ni les invertébrés continentaux, plus ou moins euryhalins, susceptibles de pénétrer dans ces écosystèmes et de s'y installer de façon temporaire (intrusions de plus ou moins longue durée) comme l'a observé Gomez (1978) en lagune Ébrié.
À partir des travaux de Leroux (1983) sur le climat de l'Afrique tropicale et de la carte des précipitations en Afrique de l'Ouest et centrale de L'Hôte et Mahé (1996), il a été possible de tracer une courbe des précipitations moyennes annuelles le long du littoral de l'Afrique occidentale tropicale (Fig. 2). Huit régions côtières ont été distinguées en fonction du régime des pluies, des plus arides (Mauritanie et Angola), aux plus arrosées (de la Guinée-Bissau au Liberia d'une part, du Nigeria au Gabon d'autre part).
La répartition des 64 espèces a été représentée en fonction des divisions régionales (Fig. 3).
Une analyse factorielle des correspondances portant sur la présence (notée 1) ou l'absence (notée 0) des espèces dans chaque région, a été réalisée pour évaluer les différences et ressemblances entre régions, compte tenu de la composition de leur faune.

OBSERVATIONS

Données climatiques

La symétrie de la courbe des précipitations le long du littoral ouest-africain (Fig. 2) est remarquable. En partant du nord ou du sud on passe d'un climat désertique à un climat aride, puis humide, la pluviométrie devenant plus médiocre dans la région centrale. Cette situation doit être rapprochée de celle qui est observée en mer sur ce littoral. La présence de remontées d'eau froide saisonnières (upwellings) caractérise certaines régions : de la Mauritanie à la Guinée-Bissau au nord, de l'Angola au Sud-Gabon au sud, de la Côte-d'Ivoire au Bénin au centre ; en revanche, les côtes de la Guinée au Liberia d'une part, du Nigeria au Nord-Gabon d'autre part sont baignées par des eaux toujours chaudes, qui subissent de fortes dessalures en saison des pluies (Intès & Le Loeuff 1984 ; Le Loeuff & Cosel 1998). Les frontières climatiques s'identifient donc sensiblement dans les deux systèmes : il est bien connu que les régions tropicales arides et sèches sont bordées de côtes à upwellings alors que des eaux chaudes se rencontrent en permanence sur les côtes des régions les plus humides.
Cette courbe des précipitations littorales met aussi clairement en évidence le cas de la Côte-d'Ivoire qui reçoit des précipitations plus abondantes que le Ghana, le Togo et le Bénin, les grandes lagunes ivoitiennes étant ainsi bien alimentées en eau par des rivières côtières et par de puissants fleuves à régime sahélien (Comoé, Bandama). Quant au littoral congolais, il ne doit pas seulement être considéré du seul point de vue des précipitations car il est sous l'influence des apports fluviatiles du Congo qui se situent, par leur volume (75 000 m^3/s), immédiatement après ceux de l'Amazone (200 000 m^3/s).

Analyse faunistique

La répartition de chacune des espèces considérées est tirée de la Figure 3 et l'examen des diagrammes (Fig. 4) permet de mettre en évidence deux modes de répartition :
– la Figure 4A regroupe les espèces à répartition continue, plus ou moins étendue, de nombreuses espèces ne colonisant pas les zones arides ou sèches aux extrémités nord ou sud, certaines restant inféodées à des biotopes particuliers (lagune Ébrié en Côte-d'Ivoire, lagune de Lagos et delta du Niger au Nigeria, estuaires du Cameroun) ;
– la Figure 4B rassemble les espèces à répartition discontinue (phénomène de disjonction) ; on observe, en ce qui concerne ces espèces, que 21, sur un total de 25, ne sont pas connues de la région centrale du golfe de Guinée (Ghana-Togo-Bénin).
Au total (Fig. 5), le secteur dont la richesse spécifique est la plus élevée (nombre d'espèces) se situe du Nigeria au Gabon, suivi du Congo, puis de la Côte-d'Ivoire et enfin de la Guinée-Bissau-Liberia. La Sénégambie, le littoral Ghana-Togo-

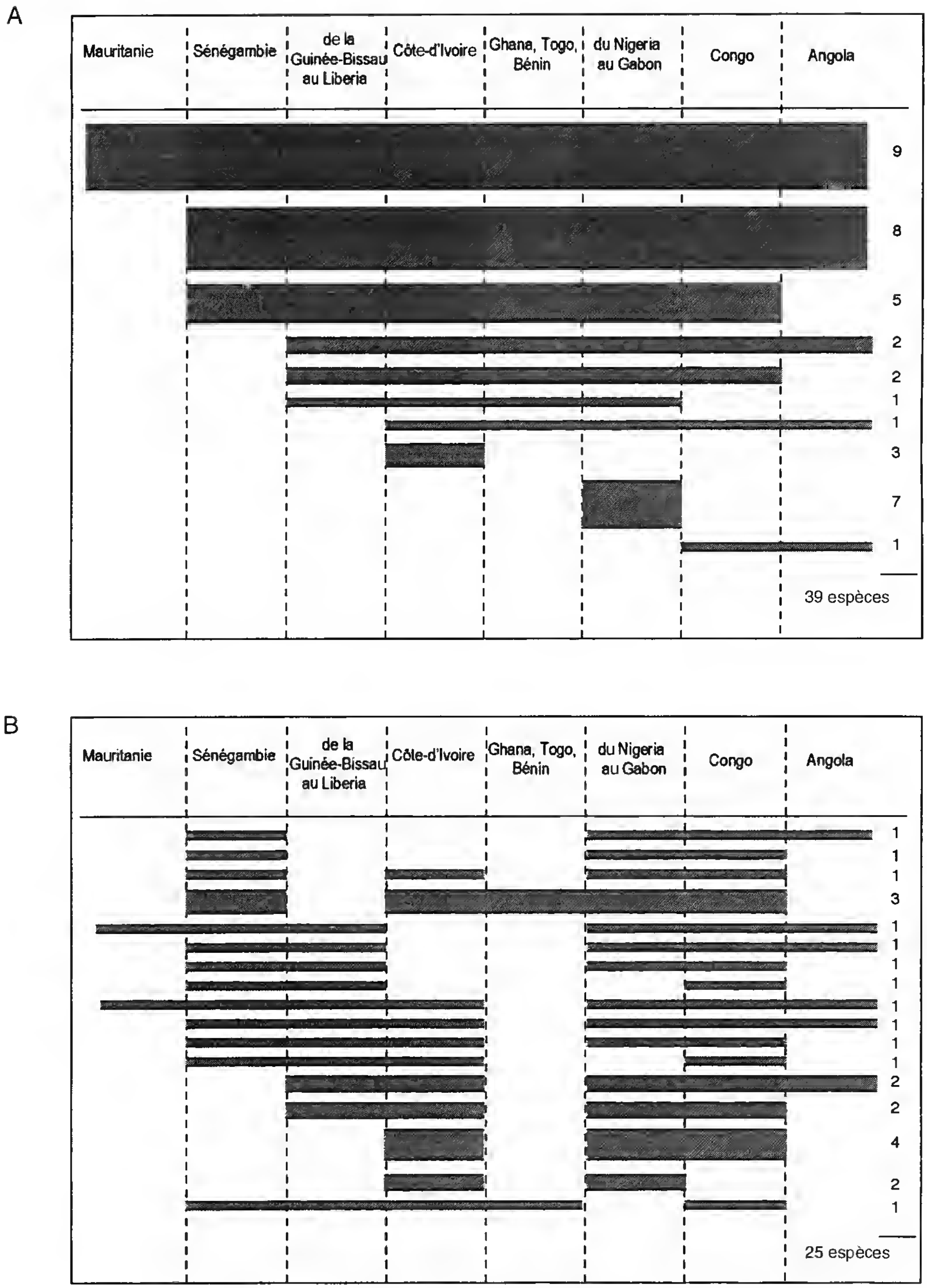


FIG. 4. — Différents types de répartition géographique chez les espèces benthiques margino-littorales ouest-africaines. Les valeurs indiquées verticalement sur la droite représentent le nombre d'espèces ayant le même type de répartition ; **A**, répartitions continues ; **B**, répartitions discontinues (disjonctions).

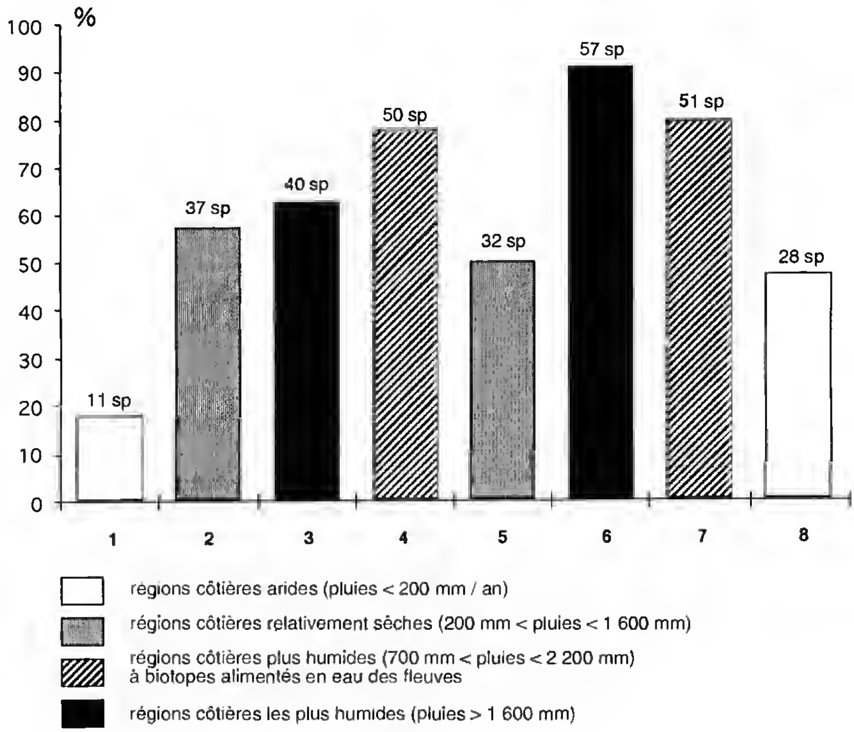


FIG. 5. — Expression de la richesse faunistique : % du nombre total des espèces margino-littorales ouest-africaines présentes dans chacune des huit régions climatiques. Les valeurs indiquées au-dessus de chaque élément de l'histogramme correspondent au nombre d'espèces signalées. **1**, Mauritanie; **2**, Sénégambie; **3**, de la Guinée-Bissau au Liberia; **4**, Côte-d'Ivoire; **5**, Ghana-Togo-Bénin; **6**, du Nigeria au Gabon; **7**, Congo; **8**, Angola.

Bénin, l'Angola et surtout la Mauritanie ont une richesse faunistique nettement décroissante.

L'étude de la composition faunistique régionale par l'analyse des correspondances (Fig. 6) oppose sur l'axe 1 les biotopes des régions arides et sèches à ceux des provinces bien arrosées par les pluies ou bien alimentées en eau douce par les fleuves. L'ordination ainsi obtenue est très semblable à celle observée sur l'échelle des richesses faunistiques (valeur du coefficient de corrélation de rang de Spearman liant les deux distributions r_s = 0,952, significatif au seuil 0,002). Malgré toute la distance qui les sépare (au moins 6 000 km), les faunes margino-littorales de Mauritanie et d'Angola apparaissent relativement proches l'une de l'autre : on constate en effet que les 11 espèces, pour la plupart ubiquistes, qui atteignent la Mauritanie, figurent toutes parmi les 28 espèces signalées en Angola (Fig. 3). D'une façon plus générale on constate que les « distances faunistiques » entre régions (évaluées ici par les écarts entre coordonnées sur l'axe 1 de l'analyse des correspondances) sont quasi indépendantes des distances géographiques ; la valeur du coefficient de rang de Spearman appliqué à l'une ou l'autre des précédentes ordinations et à celle des régions classées de un à huit du nord au sud est faible (r_s = 0,333) et non significative.

DISCUSSION

Cette étude oppose donc, aussi bien dans l'expression de la richesse que dans celle de la composition faunistique, deux aspects de la biodiversité, les milieux à forte pluviosité (de la

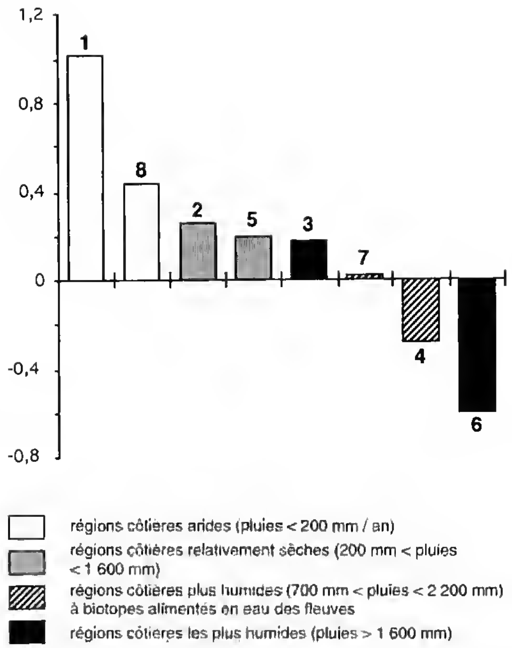


FIG. 6. — Expression des différences faunistiques entre régions ; analyse des correspondances portant sur les présences-absences des espèces ; ordination selon les valeurs des coordonnées sur l'axe 1 (29,8 % de la variance totale). Voir légende Figure 5 pour la désignation des régions côtières (1 à 8).

Guinée-Bissau au Liberia et du Nigeria au Gabon) ou abondamment approvisionnés en eau douce par les fleuves (lagunes ivoiriennes où se déversent des fleuves à régime hydrologique sahelo-soudanien comme la Comoé ; estuaire du Congo et le littoral environnant), à ceux des régions arides (Mauritanie, Angola) ou au moins relativement sèches (Sénégambie, du Ghana au Bénin).

Sous les climats les plus secs, les organismes benthiques sont soumis à de sévères contraintes environnementales. En voici quelques exemples.

Dans ces mileux, les pluies ne tombent qu'une fois dans l'année, avec une forte variabilité interannuelle ; de ce fait, les fluctuations saisonnières de salinité peuvent être fortes, de l'ordre de 30 psu, voire davantage ; c'est le cas dans certaines petites lagunes du Ghana où le cordon littoral peut se fermer en saison sèche, isolant la lagune de la mer, avec pour conséquence une sursalure rapide des eaux à 50 psu et la disparition de certaines populations d'invertébrés benthiques comme celle du bivalve *Senilia senilis* (Linné, 1758) pourtant réputé pour sa résistance aux variations hydroclimatiques (Yankson 1982).

Des phénomènes d'anoxie peuvent également se produire de façon régulière comme ceux signalés par Maslin (1986) dans le lac Ahémé au Bénin, qui viennent perturber les populations du petit lamellibranche *Corbula assiniensis* Chaper, 1885. La baisse rapide de la concentration en oxygène dissous a lieu durant la saison sèche (décembre à mars) quand la salinité atteint son maximum (24 psu au sud du lac) ; elle est la conséquence de la dégradation de la matière organique produite par la forte poussée phytoplanctonique de la saison humide (octobre-novembre) qui est liée à l'apport de sels nutritifs par les rivières.

Les espèces benthiques qui vivent sur les sédiments de la mangrove sont bien adaptés aux phénomènes de dessiccation. Ainsi, selon Oyenekan (1979), au début de la saison sèche, dans la lagune de Lagos, le gastropode melaniidé *Pachymeania fusca* Gmelin, 1790 se réfugie à l'ombre des arbres et s'enfouit dans la vase ; il est ainsi capable de survivre à trois à cinq mois d'assèchement. Ce mollusque n'est cependant pas présent dans la mangrove qui persiste dans un état dégradé dans le bas estuaire du fleuve Sénégal, où la période de basses eaux dure de huit à neuf mois (Monteillet & Rosso 1977 ; Ausseuil-Badié & Monteillet 1985).

Il est vrai également que dans les régions bien arrosées la forte turbidité des rivières en crue au cours de la saison des pluies peut entraîner de fortes mortalités parmi les populations de filtreurs. Ainsi, dans des estuaires de Sierra Leone (Hunter 1969 ; Kamara 1982) et du Nigeria (Sandison 1966), on a observé une disparition presque totale de populations de l'huître *Crassostrea gasar* (Dautzenberg, 1891) qui semble due, d'après ces auteurs, essentiellement aux charges minérales très élevées mises en suspension par de puissants courants, accompagnés de tourbillons, qui viennent inhiber les mécanismes de l'alimentation chez ce bivalve, plutôt qu'à une baisse de la salinité. Le même phénomène vient également perturber la population du polychète serpulide *Ficopomatus uschakovi* (Pillai, 1960)

dans la zone portuaire de Lagos (Hill 1967). Mais, dans les écosystèmes des régions humides, ces populations peuvent rapidement se reconstituer ; les biotopes ayant subi des dommages sont bientôt recolonisés par le transport de larves pélagiques à partir de zones restées intactes qui servent de réservoirs.

Au cours des décennies 1970-1980, l'Afrique occidentale tropicale a subi une longue période de sécheresse qui a fortement pénalisé la faune margino-littorale, notamment là où ses conditions d'existence étaient déjà difficiles, comme au Sénégal. Dans le delta du Saloum (Élouard & Rosso 1977 ; Bouchet 1977), de même que dans la lagune de Fadiouth (Élouard 1974), on ne rencontre que les peuplements à *Littorina angulifera-Crassostrea gasar-Brachidontes niger* (Gmelin, 1791) en épifaune sur les palétuviers, à *Senilia senilis-Tagelus adansoni* (Bosc, 1801) dans les chenaux, ces peuplements marquant le passage des écosystèmes océaniques aux écosystèmes margino-littoraux en Afrique de l'Ouest. Les communautés qui sont rencontrées d'ordinaire plus en amont, à *Corbula assiniensis* ou *Pachymelania aurita* Müller, 1773 (Le Loeuff & Zabi 1993), sont absentes ici. Dans le delta et la basse vallée du fleuve Sénégal, on retrouve les peuplements qui marquent le passage du marin au margino-littoral, ainsi que plus en amont le peuplement oligohalin à *Corbula assiniensis* et *Iphigenia messageri* (Preston, 1909), selon Monteiller et Rosso (1977). Mais, dans cet écosystème du fleuve Sénégal, Ausseuil-Badié et Monteiller (1985) observent entre 1972 et 1982, en relation avec la baisse du débit du fleuve et la remontée haline de plus en plus prononcée vers l'amont, une réduction de la communauté à *Corbula-Iphigenia* et le progrès en amont de la communauté du contact avec l'océan.

La situation est encore plus extrême dans la Casamance où, dès 1978, Monteillet et Plaziat (1980) relèvent que ces mêmes peuplements de contact remontent loin en amont, à plus de 100 km de l'embouchure et qu'au-delà subsiste une faune oligohaline peu diversifiée à *Pachymelania aurita* et *Neritina adansoniana*. Par la suite, au cours de la décennie 1980, le phénomène de sursalure s'accentue et la Casamance devient un milieu hyperhalin avec, par exemple, un seuil maximal de sursalinité à 170 psu situé à 230 km de la mer (en 1980 il n'atteignait que 50 psu, à 140 km en amont). Une faune marine occupe alors les 60 derniers kilomètres du cours et une faune d'estuaire appauvrie lui succède au-delà (Pagès & Debenay 1987 ; Pagès *et al.* 1987).

Toutes ces observations tendent donc à montrer que la biodiversité de la faune margino-littorale de l'Afrique occidentale tropicale régresse le long d'un gradient allant des milieux les mieux approvisionnés en eau douce aux plus arides, dans les échelles spatiales et temporelles ; et ce, malgré l'adaptation des espèces à des conditions environnementales très fluctuantes.

Un exemple particulièrement frappant de ces capacités adaptatives de certains invertébrés benthiques margino-littoraux est fourni par le bivalve *Senilia senilis*. Signalé dans toute la zone tropicale ouest-africaine sur des bancs de sable, sable vaseux ou vase sableuse où il peut constituer des populations importantes et très souvent exploitées (Sénégal, Sierra Leone, Côte-d'Ivoire, Bénin, Nigeria), ce mollusque est connu pour ses capacités de résistance à l'exondation, à la sursalure (au moins jusqu'à 55 psu), et à la désoxygénation des eaux : son haemolymphe contient deux types d'hémoglobine, d'où l'appellation de « *bloody cockle* », qui lui permettent de maintenir sa respiration à un niveau suffisamment élevé lorsque la tension d'oxygène baisse considérablement dans le biotope (Djangmah & Wood 1977 ; Djangmah *et al.* 1978, 1980). La limite nord de l'extension de l'espèce est le banc d'Arguin en Mauritanie où vit une population isolée, vraisemblablement sans contact avec celle de la lagune de Fadiouth au Sénégal, la plus proche, mais à quelques 600 km au sud. Le site du banc d'Arguin était situé, de 8 500 à 6 100 ans BP (Moore 1990), dans une zone arrosée. Des cours d'eau y débouchaient et on peut penser que l'ensemble fonctionnait comme un estuaire dont on relève encore des traces au plan biologique : il subsiste des vestiges de mangrove et, outre *Senilia*, on observe d'importantes populations de poissons typiquement laguno-estuariens comme les tilapias (Sevrin-Reyssac & Richer de Forges, 1985) à côté d'autres espèces euryhalines (*Mugil, Liza, Elops*), hôtes habituels des milieux tropicaux saumâtres (Albaret 1992) ; enfin, le maigre ou courbine, *Argyrosomus regius* Asso, 1801

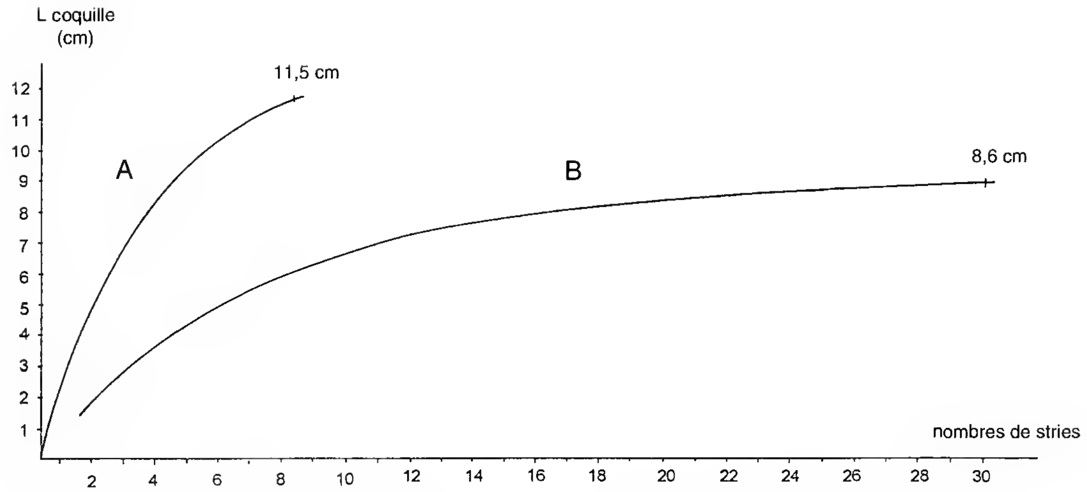


FIG. 7. — Courbes de croissance de *Senilia senilis* (longueur de la coquille) ; **A**, dans l'estuaire de la Sierra Leone River (d'après Okera 1976) ; **B**, sur les hauts-fonds littoraux du banc d'Arguin, Mauritanie (d'après Wolff *et al.* 1987) ; une strie de croissance correspond à une année.

continue de se reproduire sur le banc d'Arguin (Tixerant 1974), alors que ce Sciaenidae est connu pour avoir ses aires de reproduction et de ponte en estuaire (par exemple en Gironde). Depuis des milliers d'années, *Senilia senilis* a donc réussi à se maintenir dans des sables littoraux du banc d'Arguin, exondés à marée basse et dans des conditions de sursalure fréquentes (jusqu'à 55 psu). Mais l'on constate que l'espèce a profondément modifié son cycle de vie par rapport à ce que l'on observe au centre de l'aire de répartition (Wolff *et al.* 1987) ; la longévité est prolongée, la croissance plus lente, la taille maximale plus faible (Fig. 7) ; la reproduction et le recrutement sont irréguliers et doivent dépendre de l'arrivée de fortes pluies (rares et irrégulières) susceptibles de faire baisser notablement la salinité sur les hauts-fonds, jusqu'à formation d'eaux saumâtres.

Ces dernières observations viennent une nouvelle fois souligner l'importance de la pluviométrie dans l'écologie des populations et peuplements des milieux à salinité variable ouest-africains. Cette influence ne doit cependant pas être considérée sur une courte période, mais dans une perspective paléogéographique. La situation observée aujourd'hui est surtout la conséquence de phénomènes paléoclimatiques régionaux qui ont contribué à modeler les caractères de la faune margino-littorale actuelle.

À partir de l'Oligocène supérieur et durant le Néogène (Lozouet 1986), la faune marine qui peuple aujourd'hui le plateau continental de l'Afrique occidentale tropicale se met en place : elle succède à l'ancienne faune de la Téthys pantropicale avec des affinités nettement plus tempérées et une biodiversité appauvrie, conséquence de la détérioration climatique qui a lieu à cette période. Elle appartient alors à une vaste province faunistique qui s'étend du nord de la France jusqu'à l'Angola. On constate en effet, au niveau des genres et sous-genres, une affinité de la faune malacologique ouest-africaine actuelle avec celles du Miocène du Bassin aquitain et surtout du Pliocène de l'Italie du Nord (Cosel 1993 ; Le Loeuff & Cosel 1998). La plupart des invertébrés rencontrés dans les écosystèmes margino-littoraux appartiennent à des familles faunistiques marines. Il est vraisemblable que les espèces actuelles viennent également occuper les milieux à salinité variable à cette période.

Ces événements du Néogène peuvent expliquer le caractère très régional de la faune margino-littorale ouest-africaine. À l'exception de quelques annélides polychètes cosmopolites (*Sigambra constricta* Southern, 1921 ; *Namaly-*

castis indica Southern, 1921 ; *Nephtys polybranchia* Southern, 1921 ; *Hydroides dianthus* Verril, 1873) signalés dans des milieux similaires de l'Indo-Pacifique, du brachyoure *Pachygrapsus transversus* (Gibbes, 1850) qui vit également sur le littoral du Pacifique occidental, des brachyoures *Pachygrapsus transversus, Pachygrapsus gracilis* (de Saussure, 1858), des gastropodes *Littorina angulifera* Lamarck, 1822 et *Semifusus morio* Linné, 1758 qui fréquentent les mangroves des deux côtés de l'Atlantique, les autres invertébrés ne peuplent que les écosystèmes ouest-africains. Par ailleurs, cette faune présente une faible diversité spécifique si on la compare à celle de l'Indo-Ouest Pacifique et même à certaines régions de l'Atlantique occidental tropical comme les Caraïbes, où l'on dénombre par exemple une dizaine d'espèces de brachyoures (Jones 1984) et une vingtaine de mollusques (Plaziat 1984) de plus qu'en Afrique de l'Ouest. Selon Eckman (1953), la détérioration climatique au Pliocène a seulement concerné la province atlantique orientale, épargnant l'Atlantique occidental.

Les paléoclimats de l'ouest africain au Quaternaire récent sont relativement bien connus. De 30 000 à 20 000 ans BP s'observe une phase climatique humide avec des températures plus basses et des précipitations un peu plus fortes qu'aujourd'hui (Servant & Servant-Vildary 1980 ; Perrot & Street-Perrot 1982 ; Maley 1983). De 20 000 à 15 000 ans BP une aridité générale s'installe sur l'Afrique de l'Ouest avec une baisse des températures d'au moins 4 °C ; le lac Tchad disparaît ainsi que les rivières de Mauritanie et du Sénégal (Van Zidderen Baker 1982); il s'agit de la phase pléni-glaciaire du Würm qui atteint son intensité maximale vers 18 000 ans BP quand le niveau de la mer descend jusqu'à – 110 m. L'étendue de la forêt tropicale humide se réduit à l'extrême et elle ne peut se maintenir que dans quelques zones particulièrement bien arrosées comme le littoral du Cameroun (Maley 1987). À partir de 12 000 ans BP l'humidité augmente ; la forêt dense humide réapparaît autour de 8 500 ans BP là où elle existe aujourd'hui (Maley 1987) ; les réseaux fluviatiles se reconstituent au Sahara comme on l'a vu plus haut et le lac Tchad atteint sa plus grande extension vers 6 000 ans BP (Servant 1983) ; c'est aussi de cette période que date la formation des lagunes ivoiriennes (Tastet & Guiral 1994). Depuis lors la tendance climatique globale va vers une plus grande sécheresse avec une avancée du Sahara au détriment de la ceinture sahélienne, le niveau de la mer ne variant pas au-delà de + 2 m à – 3 m (Diop 1990 ; Tastet & Guiral 1994). Selon Élouard (1974), on retrouve au Sénégal, dès 5 500 ans BP, dans la lagune aujourd'hui fossile de Mbodiène, les mêmes peuplements benthiques que ceux qui occupent la lagune de Fadioute toute proche (à une dizaine de kilomètres au nord) au début des années 1970. On notera que l'épisode glaciaire du Würm est le dernier en date de ceux qui ont eu lieu au cours du Quaternaire, répétant, on peut le supposer, une succession de détériorations climatiques plus ou moins accentuées, avec le même type de conséquences sur la flore et la faune.

De précédentes études portant sur d'autres peuplements, végétaux aussi bien qu'animaux (mammifères, oiseaux, amphibiens, papillons) ont montré l'existence en Afrique de régions où la faune est particulièrement riche et l'endémisme fort (Carcasson 1964 ; Hamilton 1976 ; Diamond & Hamilton 1980 ; Mayr & O'Hara 1986) : il s'agit de la Guinée-Sierra Leone, du Nigeria-Cameroun, du Zaïre oriental. Dans ces régions où les variations climatiques auraient été moins sensibles, la forêt se serait maintenue au cours du Quaternaire et elle aurait servi de refuge aux espèces animales et végétales (Hamilton 1976). Selon Mayr & O'Hara (1986), l'un des meilleurs arguments à l'appui de cette hypothèse de zone refuge est l'existence d'espèces ayant une distribution disjointe. Les conclusions de l'étude de Cumberlidge (1999) sur les crabes d'eau douce de l'Afrique de l'Ouest expliquent la distribution de ces espèces en prenant en considération non seulement les conditions hydroclimatiques actuelles mais aussi l'hypothèse que des blocs forestiers se maintiennent à l'est et à l'ouest du golfe de Guinée. Hugueny et Lévêque (1994), dans leur travail sur la zoogéographie des poissons des fleuves et rivières d'Afrique de l'Ouest, distinguent quatre grandes régions d'après la nature de leurs peuplements ichtyolo-

giques : la « *Lower Guinean region* » (Cameroun-Gabon), l'« *Upper Guinean region* » (Guinée-Sierra Leone-Liberia), la « Sudanian region » (de la Sénégambie au Nigeria) et l'« Eburneo-Ghanean region » (Côte-d'Ivoire et Ouest-Ghana). Ils interprètent leurs résultats en émettant eux aussi l'hypothèse de l'existence de zones refuges pour la faune ichtyologique continentale dans les régions guinéennes occidentale (« *upper* ») et orientale (« *lower* »), mais aussi dans la région ivoiro-ghanéenne. Cette dernière est également considérée par Hamilton (1982) comme refuge pour les oiseaux, bien que de moindre impor-tance que les deux autres régions guinéennes à l'est et à l'ouest. De plus, c'est dans cette même région qu'un fort endémisme des mollusques d'eau douce, au niveau générique, a été mis en évidence par Van Damme (1984).

Les observations sur la répartition des espèces benthiques des milieux margino-littoraux de l'Afrique de l'Ouest concordent donc, dans l'ensemble, avec les résultats de toutes ces études sur les groupes zoologiques peuplant les écosystèmes continentaux ouest-africains et avec la biogéographie de leurs peuplements. Si l'on considère les trois caractéristiques de la richesse faunistique, de l'endémisme et de la discontinuité de répartition (disjonctions), notre étude met en évidence, sur le littoral tropical atlantique de l'Afrique, un type de milieux où la faune margino-littorale rencontre les meilleures conditions d'existence et où l'on peut penser qu'elle a subsisté au long des événements paléoclimatiques défavorables du quaternaire ; on le rencontre d'une part sur les côtes de la Guinée-Bissau à la Côte-d'Ivoire, et, d'autre part, sur celles du Nigeria au Congo. Des repeuplements, avec dispersion des espèces margino-littorales à partir d'estuaires, de lagunes ou de mangroves littorales de ces régions ont pu se faire par la mer ; dans le golfe de Guinée, il arrive que les fortes pluies de la saison humide et les crues des rivières fassent fortement baisser, ne serait-ce que de façon temporaire, la salinité des eaux marines les plus côtières, et poussent les eaux de ces environnements margino-littoraux vers le large (crues, rupture de cordons littoraux fermant les lagunes), favorisant la dispersion d'espèces à stades larvaires euryhalins.

Un travail analogue, mené sur la répartition des espèces marines du plateau continental de l'Afrique de l'Ouest (Le Loeuff & Cosel 1998) met en évidence des limites faunistiques qui coïncident avec les frontières hydrologiques dans la zone océanique tropicale, entre le cap Blanc et le cap Frio et qui s'identifient sensiblement à celles-ci. Dans ce cas, la biodiversité la plus forte a été rencontrée au large de la Mauritanie, de la Sénégambie et de l'Angola et, à un moindre degré, le long du littoral entre la Côte-d'Ivoire et le Bénin. La faune marine ouest-africaine est donc plus pauvre sur les côtes baignées par des eaux toujours chaudes et périodiquement dessalées, plus favorables, en revanche, à la présence des espèces margino-littorales.

RÉFÉRENCES

Albaret J. J. 1992. — Mugilidae, *in* Lévêque C., Paugy D., Teugels G. G. (eds), Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres de l'Afrique de l'Ouest, Tome 2. *Faune tropicale* 28 : 780-788.

Augener H. 1918. — Polychaeta. *Beiträge zur Kenntnis der Meeresfauna West-Afrikas* 2 (2): 67-627, 7 pls.

Ausseuil Badié J. & Monteillet J. 1985. — Incidence des variations climatiques récentes enregistrées par la microfaune et la macrofaune des estuaires du Sénégal et du Saloum. *Océanographie tropicale* 20 (2) : 151-160.

Bouchet P. 1977. — Distribution des mollusques dans les mangroves du Sénégal. *Malacologia* 16 (1) : 67-74.

Bouchet P., Nicklès M. & Rosso J. C. 1982. — *Bibliographie malacologique ouest-africaine.* Luis Pisani Burnay, Lisbonne, 40 p.

Carcasson R. H. 1964. — A Preliminary survey of the zoogeography of African butterflies. *East African Wildlife Journal* 2: 122-157.

Cosel R. von 1993. — *Aspects zoogéographiques des mollusques bivalves de l'Atlantique tropical vus à partir de l'Afrique occidentale.* Thèse d'habilitation à diriger des recherches, Université de Bretagne occidentale, Brest, France, 71 p.

Cosel R. von en préparation. — Sea shells of tropical West Africa. Marine bivalve mollusca from Rio de Oro to Southern Angola. *Faune et Flore tropicales.*

Cumberlidge N. 1999. — The Freshwater crabs of West Africa. *Faune et Flore tropicales* 34, 320 p.

Diamond A. W. & Hamilton A. C. 1980. — The Distribution of forest passerine birds and Quaternary climatic change in tropical Africa. *Journal of the Zoological Society of London* 191: 379-402.

Diop S. 1990. — *La Côte ouest-africaine du Saloum (Sénégal) à la Mellacorée (Rép. de Guinée)*. ORSTOM, Paris, 379 p., 6 pls. (Études et thèses).

Djangmah J. S., Davenport J. & Shumway S. E. 1980. — Oxygen consumption of the West African blood clam *Anadara senilis*. *Marine Biology* 56 (3): 213-217.

Djangmah J. S., Gabbott P. A. & Wood J. E. 1978. — Physico-chemical characteristics and oxygen-binding properties of the multiple haemoglobins of the blood clam *Anadara senilis* (L.). *Comparative Biochemistry and Physiology* 60 B: 245-250.

Djangmah J. S. & Wood J. E. 1977. — Oxygen-binding properties of the multiple haemoglobins of the blood clam *Anadara senilis*. *Biochemistry Society Transactions* 5: 1478-1480.

Eckman S. 1953. — *Zoogeography of the Sea*. Sidgwick & Jackson, London, 417 p.

Élouard P. 1974. — Écologie des mollusques de la lagune de Fadioute (Sénégal) et de son homologue fossile de Mbodiène (5500 ans avant nos jours). *Haliotis* 4 (1-2) : 153-166.

Élouard P. & Rosso J. C. 1977. — Biogéographie et habitat des mollusques actuels laguno-marins du delta du Saloum (Sénégal). *Géobios* 10 (2) : 275-299.

Forest J. 1956. — Sur une collection de Paguridae de la Côte-de-l'Or. *Proceedings of the Zoological Society of London* 126 (3): 335-367.

Forest J. 1958. — Les Crustacés anomoures du Musée Royal du Congo Belge. *Revue de Zoologie et de Botanique africaines* 58 (1-2) : 143-168.

Forest J. 1966. — Crustacés Décapodes : Pagurides, *in* Campagne de *La Calypso* dans le golfe de Guinée et aux îles Principe, São Tomé et Annobon (1956), 17. *Annales de l'Institut océanographique* 44 : 125-172.

Gomez M. 1978. — *Données biologiques sur deux peuplements benthiques autour de l'île Boulay et de l'île Leydet*. Thèse de doctorat de spécialité, Université nationale de Côte-d'Ivoire, Abidjan, Côte-d'Ivoire, 108 p.

Hamilton A. C. 1976. — The Significance of patterns of distribution shown by forest plants and animals in tropical Africa for the reconstruction of upper Pleistocene palaeoenvironments: a review: 63-97, *in* Van Zidderen Baker E. M. (ed). *Palaeoecology of Africa and of the Surrounding Islands and Antarctica*, 9. Balkema, Rotterdam.

Hamilton A. C. 1982. — *Environmental History of East Africa, a Study of the Quaternary*. Academic Press, London, 328 p.

Hill M. B. 1967.— The life cycle and salinity tolerance of the serpulids *Merceriella enigmatica* Fauvel and *Hydroides uncinata* (Philippi) at Lagos, Nigeria. *Journal of Animal Ecology* 36: 303-321.

Hugueny B. & Lévêque C. 1994. — Freshwater fish zoogeography in West Africa: faunal similarities between river basins. *Environmental Biology of Fishes* 39: 365-380.

Hunter J. B. 1969. — A Survey of the oyster population of the Freetown River Sierra Leone with notes on the ecology, cultivation and possible utilization of mangrove oysters. *Tropical Science* 2: 278-285.

Intès A. & Le Loeuff P. 1984. — Les Annélides polychètes de Côte-d'Ivoire. III : Relation faune-conditions climatiques. Unités régionales faunisticoclimatiques dans le golfe de Guinée. *Océanographie tropicale* 19 (1) : 3-24.

Jones D. A. 1984. — Crabs of the mangal ecosystem: 89-109, *in* Por F. D. & Dor I. (eds), *Hydrobiology of the Mangal, the Ecosystem of the Mangrove Forest*. Dr W. Junk, The Hague.

Kamara A. B. 1982. — Preliminary studies to culture mangrove oyster *Crassostrea tulipa* in Sierra Leone. *Aquaculture* 27 (3): 283-294.

Lang J. & Paradis G. 1977. — Un exemple d'environnement sédimentaire bio-détritique non carbonaté marin continental, holocène, en climat intertropical : le domaine margino-littoral du Bénin méridional (ex-Dahomey). *Revue de Géographie physique et de Géologie dynamique* 19 (3) : 295-312.

Le Loeuff P. 1999. — La macrofaune benthique : 85-98, *in* Cormier-Salem M. C. (éd.), *Les Rivières du Sud. Sociétés et mangroves ouest-africaines*, IRD, Paris.

Le Loeuff P. & Cosel R. von 1998. — Biodiversity patterns of the marine benthic fauna on the Atlantic coast of tropical Africa in relation to hydroclimatic conditions and paleogeographic events. *Acta Oecologica* 19 (3): 309-321.

Le Loeuff P. & Zabi S. G. F. 1993. — Revue des connaissances sur la faune benthique des milieux margino-littoraux d'Afrique de l'Ouest. Troisième partie : discussion et conclusions. *Revue d'Hydrobiologie tropicale* 26 (2) : 127-137.

Leroux M. 1983. — *Le climat de l'Afrique tropicale*. Champion, Paris, 633 p., 250 cartes.

Lévy A. 1970. — *Contribution à l'étude des milieux margino-littoraux*. Thèse de doctorat d'État, Université de Paris VI, Paris, France, 396 p.

L'Hôte Y. & Mahé G. 1996. — Afrique de l'Ouest et centrale, carte des précipitations moyennes annuelles (période 1951-1989). ORSTOM, Paris.

Lozouet P. 1986. — *Les gastéropodes prosobranches de l'oligocène supérieur du bassin de l'Adour (systématique, paléoenvironnements, paléoclimatologie, paléobiogéographie)*. Thèse de doctorat d'État, École Pratique des Hautes Études, Paris, France, 475 p.

Maley J. 1983. — Histoire de la végétation et du climat de l'Afrique nord-tropicale au Quaternaire récent. *Bothalia* 14 : 377-389.

Maley J. 1987. — Fragmentation de la forêt dense humide africaine et extension des biotopes montagnards au Quaternaire récent : nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Palaeoecology of Africa* 18: 307-334.

Manning R. B. & Holthuis L. B. 1981. — West African brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda). *Smithsonian Contributions to Zoology* 306, 379 p.

Maslin J. L. 1986. — *Démographie et production d'une population de mollusques lamellibranches en milieu lagunaire. (Afrique de l'Ouest).* Thèse de doctorat d'État, Université de Lyon I, Lyon, France, 116 p. + annexes.

Mayr E. & O'Hara R. J. 1986. — The Biogeographic evidence supporting the pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution* 40: 55-67.

Monteillet J. & Plaziat J. C. 1979. — Le Milieu et la faune testacée de la basse vallée de la Gambie. *Bulletin de l'Institut fondamental d'Afrique noire* 41 (3) A : 443-474.

Monteillet J. & Plaziat J. C. 1980. — Le Milieu et la faune testacée de la basse vallée de la Casamance. *Bulletin de l'Institut fondamental d'Afrique noire* 42 (1) A : 70-95.

Monteillet J. & Rosso J. C. 1977. — Répartition de la faune testacée actuelle (mollusques et crustacés cirripèdes) dans la basse vallée et le delta du Sénégal. *Bulletin de l'Institut fondamental d'Afrique noire* 39 (4) A : 788-820.

Moore P. D. 1990. — Ups and downs in the Sahel. *Nature* 343: 414-415.

Okera W. 1976. — Observations on some population parameters of exploited stocks of *Senilia senilis* (= *Arca senilis*) in Sierra Leone. *Marine Biology* 38: 217-229.

Oyenekan J. A. 1979. — The Ecology of the genus *Pachymelania* in Lagos lagoon. *Archiv für Hydrobiologie* 86 (4): 515-522.

Pagès J. & Debenay J. P. 1987. — Évolution saisonnière de la salinité de la Casamance. Description et essai de modélisation. *Revue d'Hydrobiologie tropicale* 20 (3-4) : 203-217.

Pagès J., Debenay J. P. & Lebrusq J. Y. 1987. — L'Environnement estuarien de la Casamance. *Revue d'Hydrobiologie tropicale* 20 (3-4) : 191-202.

Petrot R. A. & Street-Perrot F. A. 1982. — New evidence for a late Pleistocene wet phase in northern intertropical Africa. *Palaeoecology of Africa* 14: 57-73.

Plaziat J. C. 1982. — Introduction à l'écologie des milieux de transition eau douce-eau salée pour l'identification des paléoenvironnements correspondants. Critique de la notion de domaine margino-littoral. *Mémoires de la Société géologique de France*, nouvelle série, 144 : 187-206.

Plaziat J. C. 1984. — Mollusk distribution in the mangal: 111-143, *in* Por F. D. & Dor I. (eds), *Hydrobiology of the Mangal, the Ecosystem of the Mangrove Forest.* Dr W. Junk, The Hague.

Sandison E. E. 1966. — The Effect of salinity fluctuations on the life cycle of *Gryphea gasar* ([Adanson] Dautzenberg) in Lagos Harbour, Nigeria. *Journal of Animal Ecology* 35: 379-389.

Servant M. 1983. — *Séquences continentales et variations climatiques : évolution du bassin du Tchad au Cénozoïque supérieur.* ORSTOM, Paris, 570 p. (Travaux et Documents ; 159).

Servant M. & Servant-Vildary S. 1980. — L'Environnement quaternaire du bassin du Tchad : 133-162, *in* Williams F. M. & Faure H. (eds), *The Sahara and the Nile.* Balkema, Rotterdam.

Sevrin-Reyssac J. & Richer de Forges B. 1985. — Particularités de la faune ichtyologique dans un milieu sursalé du parc national du banc d'Arguin (Mauritanie). *Océanographie tropicale* 20 (1) : 85-90.

Tastet J. P. & Guiral D. 1994. — Géologie et sédimentologie : 35-57, *in* Durand J. R., Dufour P., Guiral D. & Zabi S. G. F. (eds), *Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire.* Tome II : *Les Milieux lagunaires.* ORSTOM, Paris.

Tixerant G. 1974. — *Contribution à l'étude de la biologie du maigre ou courbine sur la côte mauritanienne,* Argyrosomus regius *Asso* = Sciaena aquila *Lacépède (Famille : Sciaenidae).* Thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille, France, 146 p.

Van Damme D. 1984. — *The Freshwater Mollusca of Northern Africa: Distribution, Biogeography and Palaeoecology.* Dr W. Junk, The Hague, 164 p.

Van Zidderen Baker E. M. 1982. — African palaeoenvironments 18 000 yrs BP. *Palaeoecology of Africa* 15: 77-99.

Wolff W. J., Gueye A., Meisbom A., Piersma T. & Sall M. A. 1987. — Distribution, biomass, recruitment and productivity of *Anadara senilis* (L.) (Mollusca: Bivalvia) on the Banc d'Arguin (Mauritania). *Netherlands Journal of Sea Research* 21 (3): 243-253.

Yankson R. 1982. — Gonad maturation and sexuality in the West African bloody cockle, *Anadara senilis* (L.). *Journal of Mollusc Studies* 28: 294-301.

Zabi S. G. F. & Le Loeuff P. 1992. — Revue des connaissances sur la faune benthique des milieux margino-littoraux d'Afrique de l'Ouest. Première partie : biologie et écologie des espèces. *Revue d'Hydrobiologie tropicale* 25 (3) : 207-249.

Zabi S. G. F. & Le Loeuff P. 1993. — Revue des connaissances sur la faune benthique des milieux margino-littoraux d'Afrique de l'Ouest. Deuxième partie : peuplements et biotopes. *Revue d'Hydrobiologie tropicale* 26 (1) : 19-51.

Zabi S. G. F. & Le Loeuff P. 1994. — La Macrofaune benthique : 189-227, *in* Durand J. R., Dufour P., Guiral D. & Zabi S. G. F. (eds), *Environnement et ressources aquatiques de Côte-d'Ivoire.* Tome II : *Les Milieux lagunaires.* ORSTOM, Paris.

Soumis le 5 janvier 1998 ;
accepté le 2 mars 1999.

Liste des types d'oiseaux des collections du Muséum national d'Histoire naturelle (France). 7. Martinets (Hemiprocnidae et Apodidae)

Jean-François VOISIN
Laboratoire de Zoologie (Mammifères et Oiseaux), Muséum national d'Histoire naturelle, 55 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05 (France)

Soekarja SOMADIKARTA
Faculty of Science and Mathematics, University of Indonesia, Depok 16424 (Indonésie)

Phach NGUYÊN QUANG
Khanh Hoa Salangane Nest Company, 38-40 Trân Quy Cap, Nha Trang, Khanh Hoa (Vietnam)

Voisin J.-F., Somadikarta S. & Nguyên Quang P. 1999. — Liste des types d'oiseaux des collections du Muséum national d'Histoire naturelle (France). 7. Martinets (Hemiprocnidae et Apodidae). *Zoosystema* 21 (3) : 573-580.

MOTS CLÉS
Oiseaux, types, Hemiprocnidae, Apodidae, Muséum, Paris

RÉSUMÉ
Les types de 11 espèces d'Hémiprocnidés et d'Apodidés conservés dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle sont passés en revue de façon critique, et des lectotypes désignés pour six d'entre eux, à savoir : *Cypselus mystaceus* Lesson, 1828, *Hirundo albicollis* Vieillot, 1817, *Collocalia germani* Oustalet, 1876, *Chaetura grandidieri*, J. Verreaux, 1867, *Chaetura gierrae* Oustalet, 1890 et *Cypsiurus parvus* Lesson, 1831. Les binômes *Hirundo franciae* Lesson, 1831 et *H. francisca* Vieillot 1817 ne sont que des émendations injustifiées de *Hirundo francica* Gmelin, 1789, et le binôme *Salangana vestita* Lesson, 1843, est fondé sur une description de Latham (1801).

KEY WORDS
Birds, types, Hemiprocnidae, Apodidae, Museum, Paris.

ABSTRACT
List of the type of birds in the collections of the Muséum national d'Histoire naturelle of Paris. 7. Martlets (Hemiprocnidae and Apodidae).
The type-specimens of 11 species of Hemiprocnidae and Apodidae are examined critically and lectotypes are designated for six of them, which are: *Cypselus mystaceus* Lesson, 1828, *Hirundo albicollis* Vieillot, 1817, *Collocalia germani* Oustalet, 1876, *Chaetura grandidieri*, J. Verreaux, 1867, *Chaetura gierrae* Oustalet, 1890 and *Cypsiurus parvus* Lesson, 1831. The binomens *Hirundo franciae* Lesson, 1831 and *H. francisca* Vieillot, 1817 are unjustified emendations of *Hirundo francica* Gmelin, 1789, and the binomen *Salangana vestita* Lesson, 1843 is based on a description by Latham (1801).

INTRODUCTION

Ce septième catalogue des types d'oiseaux du Muséum national d'Histoire naturelle concerne les Hemiprocnidés et les Apodidés. Comme dans les précédents, nous donnons successivement, pour chaque spécimen traité :
– le nom sous lequel il a été décrit ;
– la référence de la description ;
– le nom qu'il porte usuellement dans les ouvrages actuels ;
– le numéro du spécimen au Catalogue général (C.G.), en vigueur actuellement ;
– éventuellement, le numéro du spécimen dans d'autres catalogues en vigueur au siècle dernier ou au début de celui-ci ;
– les autres mentions qui se trouvent sur le socle ou les étiquettes du spécimen. Les retours à la ligne sont indiqués par le signe / et le passage du recto au verso d'une étiquette par le signe ///. Chez les spécimens examinés ici, ces mentions sont disposées de manière standardisée et sont de la même main sous un même socle. Il n'y a donc pas lieu de les présenter en ensembles séparés comme dans les catalogues précédents ;
– quelques notes ou remarques.

De nombreux socles portent, en plus des indications habituelles, des numéros de un ou deux chiffres, au crayon, dont le plus fréquent est 12, et qui ne correspondent à aucun catalogue connu. Il s'agit de toute évidence de marques techniques dont nous ne nous occuperons pas dans ce qui suit.

Pour plus de détails sur les catalogues du Laboratoire des Mammifères et Oiseaux, on consultera Voisin *et al.* (1997).

Lorsque, dans les lignes qui suivent, nous parlerons du « Code », il s'agira de la troisième édition du *Code international de Nomenclature zoologique* (1985).

LISTE DES TYPES D'HÉMIPROCNIDÉS ET D'APODIDÉS

HEMIPROCNIDAE

Cypselus mystaceus Lesson, 1826
Lesson, *in* Lesson et Garnot, *Voyage autour du Monde exécuté par ordre du Roi sur la Corvette de Sa Maj.* La Coquille *pendant les années 1822, 1823, 1824 et 1825, Atlas,* pl. 22 (1826) & *Zoologie* I : 647 (1830).
Hemiprocne mystacea (Lesson, 1826).

Premier spécimen. Lectotype, présente désignation.
C.G. : 1998-901.
Autres numéros de catalogues : 238, A.C. n° 5380, N.C. 144.
Inscriptions sous le socle :
N[lle] Guinée / P[t] Dorey / La Coquille / Lesson et Garnot / ♂ / Dendrochelidon / mystaceus / Less.
Étiquette sur le socle :
Dendrochelidon mystacea / Type ♂ / (Less.) / La Coquille N. GUINÉE.

Second spécimen. Paralectotype.
C.G. : 1988-902.
Autres numéros de catalogues : 1829, A.C. n° 5378, N.C. n° 143.
Inscriptions sous le socle :
N[lle] Guinée / P[t] Dorey / L'Astrolabe / Quoy et Gaimard / Dendrochelidon / ♀ / mystaceus / Less. / Type.
Étiquette sur le socle :
Dendrochelidon mystacea / type ♀ (Less.) / L'Astrolabe N GUINÉE.

Les mentions sont de la même main et disposées de la même manière pour ces deux spécimens, et leurs socles ont visiblement été refaits. Le premier spécimen a les rectrices brisées et les rémiges primaires en assez mauvais état, le second est en bon état. Tous les deux ont été collectés au hâvre de Doréry (Nouvelle-Guinée), dont « Dorey » ou encore « Dorry » était la prononciation locale (Lesson & Garnot 1830). Cette localité s'appelle maintenant Manokwari (Mayr 1941) et est située sur la côte nord-est de la péninsule de Cendrawasih, autrefois connue sous le nom de Vogelkop.

Les dates de publication des différents livres des deux tomes de zoologie du « Voyage autour du monde... sur la Corv.... *La Coquille...* » par Lesson et Garnot ont été retrouvées par Sherborn et Woodward (1901, 1906).

APODIDAE

Chaetura biscutata Sclater, 1865. Syntype.
Sclater, *Proceedings of the Zoological Society, London* 1865 : 609, pl. 34.
Streptoprocne biscutata (Sclater, 1865).
C.G. 1874-332.
Autres numéros de catalogues : A.C. 5350 A, N.C. 72.
Inscriptions sous le socle :
Brésil / M. de Pelzeln / ♀ / Chaetura biscutata / (Natt.).
Étiquette sur le socle :
Chaetura biscutata ♀ / (natt.) / M. Pelzeln Brésil.
Étiquette rouge à la patte :
SYNTYPE /// Streptoprocne biscutata / Rio de Janeiro, Brésil / 28 juin 1818 ♀ / Collecteur : Johann Natterer.

Ce spécimen est en bon état. Les précisions portées sur l'étiquette rouge ont été transmises à Chr. Jouanin par H. Schifter, du Naturhistorisches Museum Wien, en Autriche, dans une lettre du 7 avril 1988. En plus de celui-ci, la série-type de *Chaetura biscutata* se compose de six spécimens. Trois sont conservés au Naturhistorisches Museum Wien, à Vienne (Autriche), et deux autres au Natural History Museum, à Tring (Grande-Bretagne) (Warren 1966). Le dernier à été donné en échange à E. Turati, de Milan (Italie) en 1868, et a été détruit en 1943 (Schifter 1992).

Hirundo albicollis Vieillot, 1817.
Vieillot, *Nouveau Dictionnaire d'Histoire naturelle* XIV : 524.
Streptoprocne zonaris (Shaw 1796).

Premier spécimen. Lectotype, présente désignation.
C.G. : 1998-903.
Autres numéros de catalogues : A.C. n° 2346, N.C. n° 79.
Inscriptions sous le socle :
Brésil / M. Delalande / 1816 / ♂ / Chaetura zonaris. / Shaw / id.- albicollis / V. / Type.
Étiquette sur le socle :
Chaetura zonaris ♂ / H. albicollis (Vieill.) T. / Delalande Brésil.

Deuxième spécimen. Paralectotype.
C.G. : 1998-904.
Autres numéros de catalogues : A.C. n° 5348, N.C. n° 78.
Inscriptions sous le socle :
Brésil / M. Delalande / 1816 / ♀ / Chaetura zonaris / Shaw / [signe de « ditto »] albicollis / V. Type.
Étiquette sur le socle :
Chaetura zonaris ♂ / H. albicollis (Vieill.) T. / Delalande Brésil.

Les inscriptions sous les socles de ces deux spécimens sont de la même main et disposées de la même façon. L'individu donné comme femelle est en fait un immature aux plumes étroitement marginées de clair et au collier mal indiqué dans la partie ventrale.

Collocalia Germani Oustalet, 1876.
Oustalet, *Bulletin de la Société philomatique de Paris* 6 (13) : 3.
Aerodramus fuciphagus germani (Oustalet, 1876).

Premier spécimen. Lectotype, présente désignation.
C.G. : 1868-1056.
Autres numéros de catalogues : A.C. n° 10900 D, N.C. n° 121.
Inscriptions sous le socle :
Poulo-Condor / M. Germain / [sigle en forme de A et D accolés] ♀ / Collocalia Germani ♀ / type Oust. / Type.
Étiquette sur le socle :
Collocalia Germani ♀ / Type (Oust.) / M. Germain Poulo-Condor.

Deuxième spécimen. Paralectotype.
C.G. : 1868-1057.
Autres numéros de catalogues : A.C. n° 10900, N.C. n° 122.
Inscriptions sous le socle :
Poulo Condor / M. R. Germain / A a / Collocalia germani / Oust. / Type.
Étiquette du socle :
Collocalia Germani / Type (Oust.) / M. Germain Poulo-Condor.

Troisième spécimen, poussin au nid. Paralectotype.
C.G. : 1868-1058.

Autres numéros de catalogues : 284 [raturé], A.C. n° 10900 B, N.C. n° 123.
Inscriptions sous le socle :
Poulo Condor / M. Germain / a / Collocalia germani / Oust. / Type.
Étiquette sur le socle :
Collocalia Germani / Type (Oust.) / M. Germain Poulo-Condor.

Les mentions sont toutes de la même main et disposées de la même façon sous les trois socles. Les deux premiers spécimens sont des adultes au croupion gris clair. Le troisième est un poussin âgé d'une vingtaine de jours d'après le tableau de Nguyên Quang (1993) et Nguyên Quang, Vo Quang & Voisin (en préparation), et dont les plumes du croupion sont presque aussi sombres que celles de son dos. L'année de la description de *C. germani* est bien 1876, et non 1878, comme on le voit quelquefois écrit depuis Peters (1940). Ce taxon est dédié à M. R. Germain, naturaliste qui a fait parvenir au Muséum nombre de spécimens d'Extrême-Orient à la fin du siècle dernier, mais il n'est plus possible de savoir si la graphie *germani* résulte d'une coquille ou, plus probablement, de la traduction en latin du nom du dédicataire.
Un spécimen mâle, inscrit comme « Cotype » sur l'étiquette elle-même, figure dans les collections de l'American Museum of Natural History, à New York, sous le numéro 634704. Il provient bien de nos collections, porte une étiquette caractéristique de la collection Germain, avec le numéro C.G. 1882-902, et, d'après le « Catalogue des Sorties » a été donné en échange à W. Rothschild en 1896. Son acquisition tardive par le Muséum national d'Histoire naturelle, ainsi que le fait que Oustalet ne le cite pas parmi les spécimens qui lui ont servi à établir sa description, montre qu'il n'appartient pas à la série-type.
L'archipel de Poulo Condor, situé au large de la côte sud du Viêtnam, porte aujourd'hui le nom de Côn Dao. Nous nous rallions ici aux arguments de Brooke (1970, 1972) et de Lee, Clayton *et al.* (1996) pour rassembler toutes les espèces de salanganes au plumage brun terne et capables d'écholocation dans le genre *Aerodramus* Oberholser, 1906.

Hirundo vanikorensis Quoy & Gaimard, 1830.
Holotype par monotypie.
Quoy & Gaimard, *Voyage de découvertes de* L'Astrolabe, *Zoologie* 1 : 206 (1830) et *Atlas Ois.*, pl. 12 (1833).
Aerodramus vanikorensis (Quoy et Gaimard, 1830).
C.G. : 1998-905.
Autres numéros de catalogues : 1829-114, A.C. n° 10895 C, N.C. n° 113.
Inscriptions sous le socle :
Vanikoro / L'astrolabe / ♀ / Collocalia fuciphaga / Thn.
Étiquette sur le socle :
Collocalia fuciphaga ♀ / H. vanikorensis (Q & G) T. / L'Astrolabe VANIKORO.

D'après les catalogues, Quoy & Gaimard n'ont disposé que de ce spécimen pour leur description. L'orthographe *vanicorensis*, rarement utilisée à la suite de Boie (1844), est une émendation injustifiée au regard du Code.

Chætura cochinchinensis Oustalet, 1878.
Holotype par monotypie.
Oustalet, *Bulletin de la Société philomatique de Paris* 7 (2) : 52.
Hirundapus cochinchinensis (Oustalet, 1878).
C.G. : 1866-812.
Autres numéros de catalogues : A.C. n° 5340 B, N.C. n° 71.
Inscriptions sous le socle :
Cochinchine / M. Germain / ♀ / Chaetura cochinchinensis / Oust. / Type.
Étiquette sur le socle :
Chætura cochinchinensis / Type ♀ (Oust.). / M. Germain / SAIGON.

Oustalet précise que la description de ce taxon est fondée sur un seul individu, une femelle tuée le 15 mai 1864 dans les environs de Saigon par R. Germain.

Chaetura Grandidieri J. Verreaux, 1867.
J. Verreaux, *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle* 3, *Bull.* : 3, pl. 1.
Zoonavena grandidieri (J. Verreaux, 1867).

Premier spécimen. Lectotype, présente désignation.
C.G. 1866-236 A.
Autres numéros de catalogues : 104, A.C. 5333 A.
Inscriptions sous le socle :
Madagascar / M. a. Grandidier / ♂ / Chætura Grandidieri / J.V. / Type.
Étiquette sur le socle :
Chætura Grandidieri / Type / (Verr.) / M. Grandidier Madagascar.

Deuxième spécimen. Paralectotype.
C.G. : 1866-236 B.
Autres numéros de catalogues : A.C. n° 5344 B, N.C. n° 103.
Inscriptions sous le socle :
Madagascar / M. Grandidier / ♀ / Chaetura Grandidieri / J. Verr. / Type.
Étiquette sur le socle :
Chaetura Grandidieri ♀ / (Verr.) / M. Grandidier Madagascar.

J. Verreaux précise qu'il a établi sa description sur « un beau couple ». Il ne peut donc s'agir que de ces deux spécimens. Le fait qu'ils portent tous les deux le numéro C.G. 1866-236 s'explique par le fait que, autrefois, lorsqu'il se trouvait plusieurs individus de la même espèce ensemble, on leur attribuait un seul et même numéro de Catalogue général. Cette pratique ne fut abandonnée qu'en 1866 (Voisin *et al.* 1997). Les lettres A et B ont été ajoutées ultérieurement.

Hirundo Robini Lesson, 1831. Holotype par monotypie.
Lesson, *Traité d'Ornithologie* : 270.
Chaetura rutila (Vieillot, 1817).
C.G. : 1998-906.
Autres numéros de catalogues : A.C. n° 5333, N.C. n° 100.
Inscriptions sous le socle :
La Trinité / M. Robin / ♂ / Chaetura rutila / Vieillot [assez effacé] / Ch. robini. Less. / Type.
Étiquette sur le socle :
Chætura rutila (Vieill.) / Ch. robini (Less.) T. ♂ / M. Robin LA TRINITE.

Chætura Gierræ Oustalet, 1890.
Oustalet, *Le Naturaliste* XII : 274.
Chaetura ussheri stictilaema Reichenow, 1879.

Premier spécimen. Lectotype, présente désignation.
C.G. : 1881-310.
Autres numéros de catalogues : N.C. n° 102 D.
Inscriptions sous le socle :
Mombasa / par M. Gierra / Chaetura strictolaema / (Reich.) / Ch Gierrae / Type (Oust.) / [Paraphe].
Étiquette sur le socle :
Chaetura stictolæma / Ch. Gierrae T. (Oust.) / Gierra Mombas.

Deuxième spécimen. Paralectotype.
C.G. : 1881-912.
Autres numéros de catalogues : N.C. n° 102 E.
Inscriptions sous le socle :
Mombasa / par M. Gierra / Chaetura stictolaema / (Reich.) / Ch Gierrae / Type (Oust.) / [Paraphe].
Étiquette sur le socle :
Chaetura stictolæma / Ch. Gierrae T. (Oust.) / Gierra Mombas.

Troisième spécimen. Paralectotype.
C.G. 1881-311.
Autres numéros de catalogues : 20, N.C. 102 F.
Inscriptions sous le socle :
Mombasa / par M. Gierra / Chætura stictolæma / (Reich.).
Étiquette sur le socle :
Chætura stictolæma / (Reich.) / Gierra Mombas.

Oustalet écrit au début de sa description qu'il a trois spécimens sous les yeux. Le troisième ne saurait être que le numéro C.G. 1881-311, arrivé et pris en compte en même temps que les deux autres. L'absence de mention « type » sous son socle doit résulter d'un oubli.

Cypselus montivagus d'Orbigny et Lafresnaye, 1837. Holotype par monotypie.
D'Orbigny et de Lafresnaye, *Magasin de Zoologie* 7 (2) : 70.
Aeronautes montivagus (d'Orbigny et Lafresnaye, 1837).
C.G. : 1998-907.
Autres numéros de catalogues : 1834-369, A.C. n° 5366 A, N.C. n° 57.
Inscriptions sous le socle :
Bolivie / St Cruz / M. d'Orbigny / ♀ / Cypselus montivagus / d'Orb.

Étiquette sur le socle :
Cypselus montivagus ♂ / Type Lafr. et d'Orb. / d'Orbigny SANTA CRUZ.

Contrairement à ce que quelques auteurs ont écrit après Peters (1940), *C. montivagus* n'a pas été décrit dans la *Revue zoologique*, dont le premier tome n'est paru qu'en 1838, mais dans le *Magasin de Zoologie*. La confusion provient sans doute du fait que ces deux revues ont fusionné en 1849, donnant la *Revue et Magasin de Zoologie*.

Cypselus andecolus d'Orbigny et Lafresnaye, 1837. Holotype par monotypie.
D'Orbigny et Lafresnaye, *Magasin de Zoologie* 7 (2) : 70.
Apus andecolus (d'Orbigny et Lafresnaye, 1837).
C.G. : 1998-908.
Autres numéros de catalogues : 1834-270, A.C. n° 5366 E, N.C. n° 56.
Inscriptions sous le socle :
Bolivie / M. d'Orbigny / Cypselus andicola / Lafr. / Type.
Étiquette sur le socle :
Cypselus andicola / Type (Lafr. & d'Orb.) / d'Orbigny LA PAZ.

Même remarque que pour l'espèce précédente en ce qui concerne la revue où ce taxon a été décrit. L'orthographe d'origine est bien *andecolus*. La graphie *andicola*, utilisée par plusieurs auteurs à la suite de Hartert (1892) est une émendation injustifiée au regard du Code.

Cypsiurus parvus Lesson, 1831.
Lesson, *Traité d'Ornithologie* : 268.
Apus affinis affinis (J. E. Gray, 1830).

Premier spécimen. Lectotype, présente désignation.
C.G. : 1998-909.
Autres numéros de catalogues : A.C. 5367, N.C. 50.
Inscriptions sous le socle :
Bengale / M. Dussumier / 1823 / ♂ / Cypselus affinis [mention illisible] / Cypselus parvus / Less. / Type.
Étiquette sur le socle :
Cypselus affinis ♂ / C. parvus (Less.) Type / Dussumier BENGALE.

Deuxième spécimen. Paralectotype.
C.G. : 1998-910.
Autres numéros de catalogues : 826, A.C. 5368, N.C. : 49.
Inscriptions sous le socle :
Indes Orient. [rayé au crayon] / Bengale / M. Dussumier / affinis (Gr.) [au crayon] / Cypselus parvus / Less / Type.
Étiquette sur le socle :
Cypselus affinis ♀ / C. parvus (Less.) Type / Dussumier BENGALE.

Cypsiurus parvus Lesson, 1831 est un synonyme plus récent de *Cypselus affinis affinis* J. E. Gray, 1830. L'existence d'un *Cypselus parvus* Lichtenstein, 1823, ainsi que l'emploi fréquent d'un grand genre *Cypselus* pour y placer de nombreux taxons de martinets, dont ces deux derniers, a entraîné nombre de confusions dans la littérature.

Le nom de ***Salangana vestita*** Lesson, 1843 (*Écho du Monde savant* 10 : 134) a été attribué par Lesson à une des deux espèces dont Latham (1801) se doute qu'elles sont confondues à son époque sous le nom d'*Hirundo esculenta*. Latham décrit rapidement cette espèce sans la nommer et en donne une illustration bien reconnaissable de l'adulte et du nid comestible. Dans ces conditions, l'holotype de *Salangana vestita* est le spécimen figuré par Latham (1801), qui n'existe pas dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle. L'autre espèce est *Collocalia esculenta* (Linné, 1758).
Les deux noms d'espèce suivants sont des synonymes plus récents de *Hirundo francica* Gmelin, 1789 (*Syst. Naturae* I (2) : 1017), dont ils constituent des émendations injustifiées au regard du Code. Il est possible qu'il s'agisse de fautes d'inadvertance :

Hirundo franciae Lesson, 1831 (*Traité d'Ornithologie* : 270) est clairement attribué par son auteur à Gmelin. Lesson a peut-être été influencé par la formule « *habitat in insula* Franciæ... » dans la description originale.

Le binôme ***Hirundo francisca*** Vieillot, 1817 (*Nouveau Dictionnaire d'Histoire naturelle* 14 : 525) doit relever d'un lapsus pour *Hirundo francica* Gmelin, 1789, lapsus que nous avons plu-

sieurs fois remarqué chez des locuteurs francophones. Vieillot attribue la paternité de *Hirundo francisca* à Latham, sans autre précision et sans doute à tort, car ce dernier, qui n'employait qu'avec réticence la nomenclature binomiale de Linné, ne semble donner de nom latin à sa « Grey-rumped Swallow » dans aucun de ses ouvrages.

Remerciements
Nous tenons à remercier ici Mary Lecroy, de l'American Museum of Natural History, pour toutes les informations intéressantes qu'elles nous a communiquées sur le spécimen de *Collocalia germani* inscrit comme cotype sur l'étiquette elle-même et conservé dans les collections de cet établissement. Nos remerciements vont aussi au Dr C. Violani et au Dr A. Ohler pour leurs critiques constructives du manuscrit.

RÉFÉRENCES

Boie F. 1844. — Auszüge aus dem « System der Ornithologie ». *Isis* 1844 : 164-198.

Brooke R. K. 1970. — Taxonomic and evolutionary notes on the subfamilies, tribes, genera and subgenera of the Swifts (Aves : Apodidae). *Durban Museum Novitates* IX (2): 13-24.

Brooke R. K. 1972. — Generic limits in Old World Apodidae and Hirundinidae. *Bulletin of the British Ornithologist's Club* 92: 53-57.

Hartert E. 1892. — Cypselidae, *in Catalogue of the Picariae in the Collections of the British Museum.* XVI. London, British Museum (Natural History): 434-518.

Latham J. 1801. — *Supplement II to the General Synopsis of Birds.* London, Leigh & Sotheby.

Lee P. L. M., Clayton D. H., Griffith R & Page R. D. M. 1996. — Does behavior reflect phylogeny in swiftlets (Aves, Apodidae) ? A test using cytochrome *b* mitochondrial DNA sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 93: 7091-7096.

Lesson R. P. 1830. — Catalogue des oiseaux recueillis dans l'expédition de *La Coquille,* avec la description de plusieurs genres nouveaux et d'un grand nombre d'espèces inédites : 614-735, *in* Lesson R. P. & Garnot P. (eds), *Voyage autour du Monde exécuté par ordre du Roi sur la Corvette de Sa Maj.* La Coquille *pendant les années 1822, 1823, 1824 et 1825.* Zoologie I. A. Bertrand, Paris.

Lesson R. P. 1831. — *Traité d'ornithologie ou tableau méthodique des ordres, sous-ordres, familles, tribus, genres, sous-genres et races d'oiseaux.* Levrault, Paris.

Lesson R. P & Garnot P. 1826. — *Voyage autour du Monde exécuté par ordre du Roi sur la Corvette de Sa Maj.* La Coquille *pendant les années 1822, 1823, 1824 et 1825.* Atlas. A. Bertrand, Paris.

Lesson R. P & Garnot P. 1830. — *Voyage autour du Monde exécuté par ordre du Roi sur la Corvette de Sa Maj.* la Coquille *pendant les années 1822, 1823, 1824 et 1825.* Zoologie I. A. Bertrand, Paris.

Mayr E. 1941. — *List of New Guinea Birds.* American Museum of Natural History, New York.

Nguyên Quang P. 1993. — [*Les bases biologiques de l'exploitation, de la conservation et du développement durables de la ressource chez la Salangane à nid blanc* Collocalia fuciphaga germani *au Viêtnam*]. Thèse de doctorat, Université de Hanoï, Hanoï, Viêtnam, (en vietnamien).

Orbigny A. d' & Lafresnaye A. de 1837. — Synopsis avium ab Alcide d'Orbigny, in ejus per Americam meridionalem itinere, collectarum et ab ipsos viatore necnon A. de Lafresnaye in ordine redactarum. *Magasin de Zoologie* 7 (2) : 1-90.

Oustalet E. 1876. — Sur une nouvelle espèce de Salangane. *Bulletin de la Société philomatique de Paris* 6 (13) : 1-3.

Oustalet E. 1878. — Description de quelques espèces nouvelles de la Cochinchine et de Nouvelle Guinée. *Bulletin de la Société philomatique de Paris* 7(2) : 50-59.

Oustalet E. 1890. — Description de deux nouvelles espèces d'oiseaux de l'Afrique orientale. *Le Naturaliste* XII : 274.

Peters J. L. 1940. — *Check-list of the Birds of the World.* IV. Harvard University Press, Cambridge (Mass.): 220-257.

Quoy J. R. C. & Gaimard J. P. 1830. — *Voyage de découverte de* l'Astrolabe, *exécuté par ordre du Roi, pendant les années 1826-1829, sous le commandement de M. J. Dumont d'Urville.* 3ème division : *Zoologie,* Tastu, Paris.

Schifter H. 1992. — Von Johann Natterer in Brasilien gesammelte Segler (Apodidae) und die darunter befindlichen Typen. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin* 68 supp.16: 157-165.

Sclater P. L. 1865. — Notes on the genera and species of Cypselidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*: 593-617.

Sherborn C. D. & Woodward B. B. 1901. — Notes on the dates of publication of the Natural History portions of some French voyages. Part I. 'Amérique méridionale'; 'Indes orientales'; 'Pôle Sud' ('Astrolabe' and 'Zélée'); 'La Bonite'; 'La Coquille'; and 'l'Uranie et Physicienne'. *Annals and Magazine of Natural History* (7) 7: 388-392.

Sherborn C. D. & Woodward B. B. 1906. — Notes on the dates of publication of the natural history portions of some French voyages.- 'Voyage autour

du monde... sur... *La Coquille* pendant... 1822-25.... par L. J. Duperry,' etc.: A correction. *Annals and Magazine of Natural History* (7) 17: 335-336.
Vieillot L. J. P. 1817. — *Nouveau dictionnaire d'histoire naturelle*. Nouvelle édition XIV. Deterville, Paris.
Verreaux J. 1867. — Description de quelques oiseaux nouveaux appartenant à la collection zoologique du Muséum. *Nouvelles Archives du Muséum national d'Histoire naturelle* 3 : 3-8, pl. 1.
Voisin J.- F., Mougin J.- L. & Jouanin Chr. 1997. — Liste des types d'oiseaux des collections du Muséum national d'Histoire naturelle (France). 5. Procellariiformes (avec une note sur les catalogues du Laboratoire des Mammifères et Oiseaux). *Zoosystema* 19 : 757-768.
Warren R. M. L. 1966. — Type-specimens of birds in the British Museum (Natural History). Vol. I: Non-Passerines. *Trustees of the British Museum (Natural History)* I-IX: 1-320.

Soumis le 23 août 1998 ;
accepté le 17 mai 1999.

Instructions aux auteurs

Ligne éditoriale
Zoosystema est une revue trimestrielle consacrée à l'inventaire, l'analyse et l'interprétation de la biodiversité animale. Elle publie des résultats originaux de recherches en zoologie, particulièrement en systématique et domaines associés : morphologie comparative, fonctionnelle et évolutive ; phylogénie ; biogéographie ; taxinomie et nomenclature.
Un numéro de *Zoosystema* pourra être consacré à un thème particulier sous la responsabilité d'un éditeur invité.

Informations générales
Soumettre un article pour publication dans *Zoosystema* implique que celui-ci n'ait pas été soumis dans une autre revue. Les droits de reproduction de l'article, y compris les illustrations, sont réservés à la revue. La reproduction de tout ou partie de l'article doit faire l'objet d'une demande écrite préalable, adressée à la rédaction.
Les auteurs devront suivre strictement le *Code International de Nomenclature Zoologique*. Il est recommandé que le matériel-type soit, au moins en partie, déposé dans les collections du MNHN. La revue porte une attention particulière aux dates de publications ; une table est publiée dans le premier numéro de chaque année.
Les manuscrits, dont le nombre de pages n'est pas limité *a priori*, devront suivre rigoureusement les recommandations aux auteurs (voir ci-dessous) et seront adressés à la revue :

Service des Publications Scientifiques du Muséum
Zoosystema
57 rue Cuvier
F-75231 Paris cedex 05

Tel : (33) (0)1 40 79 34 38
fax : (33) (0)1 40 79 38 58
e-mail : zoosyst@mnhn.fr

Tout manuscrit non conforme à ces instructions sera retourné. Chaque manuscrit est évalué par deux rapporteurs, ou plus.

Chaque manuscrit soumis (y compris les illustrations) doit être présenté en trois exemplaires au format A4, avec un double interligne et des marges d'au moins 3 cm ; chaque page sera numérotée. Les illustrations originales seront jointes au manuscrit définitif, ainsi qu'une disquette 3,5" de format Apple Macintosh ou compatible IBM (traitement de texte Word), qui devra contenir également les tableaux (Word, Excel) et éventuellement les illustrations (Adobe Illustrator, Photoshop ; Deneba Canvas ; EPS).

Format
Les manuscrits, écrits en français ou en anglais de style scientifique, doivent être structurés comme suit :
– titre en français ; le titre ne doit pas inclure de nom de nouveaux taxons ;
– traduction exacte du titre en anglais ;
– titre courant en français ;
– nom(s) et prénom(s) de(s) auteur(s) suivis de leur(s) adresse(s) professionnelle(s), en indiquant si possible le numéro de télécopie et l'adresse électronique ;
– résumé en français, long de 200 à 250 mots ; les nouveaux noms de taxons doivent être inclus ; le résumé doit être précis et descriptif pour pouvoir être reproduit tel quel dans les banques de données ; éviter les phrases vagues telles que « trois nouvelles espèces sont décrites » ou « les espèces sont comparées aux espèces déjà connues » ; inclure des caractères différentiels précis ;
– abstract en anglais, qui doit être la traduction strictement exacte du résumé français ;
– mots clés en français (5 à 10) ;
– mots clés en anglais ;
– texte de l'article avec dans l'ordre : Introduction, Matériels et méthodes, Abréviations utilisées, Observations, Discussion, Remerciements, Références bibliographiques, Légendes des figures et des tableaux. L'organisation des parties « Observations » et « Discussion » peut être modulée en fonction de la longueur et du sujet de l'article ; les articles très longs peuvent inclure un sommaire.

– pour les descriptions systématiques, chaque description doit suivre l'ordre suivant : nom du taxon avec auteur et date, synonymie, matériel-type, étymologie, matériel examiné, distribution, diagnose et/ou description, commentaires. Cet ordre peut être adapté en fonction des groupes zoologiques : consulter un numéro récent de *Zoosystema* ;
– utiliser n. sp., n. gen., n. fam., etc. pour les nouveaux taxons ;
– utiliser les italiques pour les noms de genres et d'espèces ;
– dans le texte courant, les références aux illustrations et aux tableaux de l'article seront présentées ainsi : (Fig. 1), (Fig. 2A, D), (Figs 3 ; 6), (Figs 3-5), (Tableau 1);
– indiquer dans la marge l'emplacement des illustrations ;
– les légendes des figures, données sur une feuille séparée, doivent comporter les indications d'échelle (ex. : échelle : 1 cm) et la signification des abréviations ;
– ne pas utiliser de notes en bas de page.

Illustrations

La revue porte une attention soutenue à la qualité des illustrations.

Les illustrations au trait doivent être réalisées à l'encre de Chine ou être fournies en impression laser. Les photographies, bien contrastées, seront sur fond noir ou blanc. Elles pourront être regroupées, et dans ce cas, identifiées par une lettre en capitales (A, B, C....). Les planches photographiques, de préférence placées dans le corps de l'article et non regroupées à la fin de celui-ci, doivent être traitées et numérotées comme des figures. Les illustrations pourront être assemblées sur une colonne (70 × 190 mm) ou sur toute la largeur de la justification (144 × 190 mm). Les légendes (et lettrages) ne doivent pas figurer sur les originaux. Ils seront disposés sur un calque joint à chaque figure, la rédaction se chargeant de les placer. Chaque figure doit comporter une échelle métrique, sans aucun coefficient multiplicateur. Les tableaux et graphiques, à inclure dans le manuscrit, doivent pouvoir être imprimés sur une page et rester lisibles après réduction éventuelle. Des photographies en couleur pourront être publiées moyennant une participation financière des auteurs ; contacter la rédaction pour connaître le prix actuel.

Références bibliographiques

Dans le texte, les références aux auteurs d'articles seront en minuscules, sans virgule avant l'année, ex. : Dupont (2001), Dupont (2001, 2002), (Dupont 2001 ; Durand 2002), (Dupont & Durand 2003, 2005), (Dupont, Durand & Dupond 2003), Dupont (2001 : 1 ; 2003 : 4), Dupont (2001 : fig. 2).

Les auteurs de taxons sont indiqués avec une virgule, ex. : *Mursia coseli* Crosnier, 1997 ; *Neoheligmonella mastomysi* Diouf, Bâ & Durette-Desset, 1998.

Dans la bibliographie, les références seront présentées comme ci-dessous, dans l'ordre alphabétique. Les noms de revues ne doivent pas être abrégés :

Hoeg J. T. & Lützen J. 1985. — Comparative morphology and phylogeny of the family Thompsoniidae (Cirripedia: Rhizocephala: Akentrogonida) with description of three new genera and seven new species. *Zoologica Scripta* 22: 363-386.

Röckel D., Korn W. & Kohn A. J. 1995. — *Manual of the living Conidae*, volume 1 : *Indo-Pacific region*. Christa Hemmen, Wiesbaden, 517 p.

Schwaner T. D. 1985. — Population structure of black tiger snakes, *Notechis ater niger*, on offshore islands of South Australia: 35-46, *in* Grigg G., Shine R. & Ehmann H. (eds), *Biology of Australasian Frogs and Reptiles*. Surrey Beatty and Sons, Sydney.

Épreuves et tirés à part

Les épreuves seront adressées au premier auteur et devront être retournées corrigées sous huitaine. Les corrections, autres que celles imputables à la rédaction ou à l'imprimeur, seront à la charge des auteurs. Les auteurs recevront gratuitement vingt-cinq tirés à part ; les tirés à part supplémentaires seront à commander sur un formulaire joint aux épreuves.

Instructions to authors

Scope of the Journal
Zoosystema is a quarterly journal devoted to the inventory, analysis and interpretation of animal biodiversity. It publishes original results of zoological research, particularly in systematics and related fields: comparative, functional and evolutionary morphology; phylogeny; biogeography; taxonomy and nomenclature.
A complete issue of *Zoosystema* may be devoted to several papers on a single topic as the responsibility of an invited editor.

General information
The submission of a manuscript to *Zoosystema* implies that it is not being offered for publication elsewhere. Copyright of published paper, including illustrations, becomes the property of the journal. Requests to reproduce material from *Zoosystema* should be addressed to the editor.
Papers should strictly follow the *International Code of Zoological Nomenclature*. We recommend that the authors should deposit in the MNHN collections at least a part of the type material. The journal pays special attention to publication dates; a table is published with the first issue of each year.
Manuscripts, without limitation of the number of pages, must conform strictly with the instructions to authors and will be sent to the Editor:

Service des Publications Scientifiques du Muséum
Zoosystema
57 rue Cuvier
F-75231 Paris cedex 05

Tel : (33) (0)1 40 79 34 38
fax : (33) (0)1 40 79 38 58
e-mail: zoosyst@mnhn.fr

Manuscripts which do not conform to instructions will be returned. Each manuscript is reviewed by at least two referees.
Manuscripts must be submitted in triplicate in A4 format, double spaced, with margins of at least 3 cm and all pages numbered. The original figures should be sent with the revised manuscript, as well as a 3.5" diskette Apple Macintosh or IBM-compatible (Word) format, which will also contain tables (Word, Excel) and possibly figures (Adobe Illustrator, Photoshop; Deneba Canvas; EPS).

Format
Papers are to be written in simple and concise French or English. Manuscripts in English should be organized as follows:
– title in English; this should not include the name of new taxa;
– title in French (exact translation);
– running head in English;
– name(s) of author(s), followed by their full professional address(es) and, if possible, fax number and e-mail;
– abstracts in English, 200-250 words long; new taxa names should be included in the abstract: the abstract should be precise and descriptive, in order to be reproduced as such in data bases; avoid vague sentences such as "three new species are described" or "species are compared to species already known"; include precise differential characters;
– résumé in French (where feasible), which should be an exact translation of the English abstract; the journal may provide help for translation;
– key words in English (5 to 10);
– key words in French;
– text of the article, in the following order: Introduction, Materials and methods, Abbreviations used, Observations, Discussion, Acknowledgements, References, Legends to Figures and Tables; the arrangement of the parts "Observations" and "Discussion" may be modulated according to the length and subject of the article; very long papers may include a list of contents;
– for systematic description, each description should follow the order: name of taxon with author and date, synonymy, type material, etymology, material examined, distribution, diagnosis and/or description, comments; this order may be adapted according to the zoological groups: consult a recent issue of *Zoosystema*;

– use n. sp., n. gen., n. fam., etc. for new taxa;
– use italics for genera and species names;
– references to illustrations and tables should be indicated as follows: (Fig. 1), (Fig. 2A, D), (Fig. 2A-C), (Figs 3; 6), (Figs 3-5); (Table 1);
– captions to illustrations, on a separate sheet, should include abbreviations and scale values (e.g.: scale bar: 1 cm);
– indicate in margin preferred placing of figures;
– do not use footnotes.

Illustrations

The editorial board will pay special attention to the quality and relevance of illustration.

Line drawings must be in Indian ink or high quality laser printouts; high contrast photographs, placed on white or black backgrounds, are required. These can be grouped into composite plates the elements of which are identified by capital letters (A, B, C...). Plates are not placed at the end of the article: they will be considered as figures and numbered as such. Arrange Figures to fit one (70 × 190 mm) or two columns (144 × 190 mm). Letters, numbers, etc., for each figure, are to be indicated on an accompanying overlay, not on the original figure. They will be inserted by the printer. A scale bar is required for each figure. No diagram or table is to exceed one page; longer tables should be divided. Color plates may be accepted at the author's charge: contact the editorial office for current rates.

References

In main text, references to authors, in lower case, should be presented without comma before year, as follows: Smith (2001), Smith (2001, 2002), (Smith 2001), (Smith 2001; Jones 2002), (Smith & Jones 2003, 2005), (Smith, Jones & Johnson 2003), Smith (2001: 1; 2003: 5), Smith (2001: fig. 2).

Authors of taxa are indicated with a comma, e.g.: *Mursia coseli* Crosnier, 1997; *Neoheligmonella mastomysi* Diouf, Bâ & Durette-Desset, 1998.

References should be presented as follows, in alphabetical order. Do not abbreviate journal names:

Hoeg J. T. & Lützen J. 1985. — Comparative morphology and phylogeny of rhe family Thompsoniidae (Cirripedia: Rhizocephala: Akentrogonida) with description of three new genera and seven new species. *Zoologica Scripta* 22: 363-386.

Röckel D., Korn W. & Kohn A. J. 1995. — *Manual of the living Conidae*, volume 1: *Indo-Pacific region*. Christa Hemmen, Wiesbaden, 517 p.

Schwaner T. D. 1985. — Population structure of black tiger snakes, *Notechis ater niger*, on offshore islands of South Australia: 35-46, *in* Grigg G., Shine R. & Ehmann H. (eds), *Biology of Australasian Frogs and Reptiles*. Surrey Beatty and Sons, Sydney.

Proofs and reprints

Proofs will be sent to the first author for correction and must be returned within eight days. Authors will be charged for excessive corrections. Authors will receive twenty-five reprints free of charge; further reprints can be ordered, at a charge indicated, on a form supplied with the proofs.

Mise en page
Noémie de la Selle
Packaging Éditorial

Achevé d'imprimer
sur les presses de l'Imprimerie F. Paillart
80100 Abbeville
Septembre 1999
N° d'impression : 10873

Printed on acid-free paper
Imprimé sur papier non acide

Date de distribution du fascicule n° 2, 1999 :
24 juin 1999

Couverture : trichomes dorsaux *de Polyxenus lagurus* (Linné, 1758),
Myriapode, Diplopode, Penicillate
Photographie R. Cleva (MNHN, Laboratoire Zoologie-Arthropodes)

zoosystema 1999 • 21 (3)

Conception Graphique : Isabel Gautray

Publication trimestrielle, septembre 1999 / *Quarterly, September 1999*
ISSN : 1280-9551

Vente en France
Muséum national d'Histoire naturelle
Diffusion Delphine Henry
57, rue Cuvier, 75005 Paris,
France
Tél. : 33 - 01 40 79 37 00
Fax : 33 - 01 40 79 38 40
e-mail : dhenry@mnhn.fr

Sales Office (France excluded)
Universal Book Services
Dr. W. Backhuys
P.O. Box 321 2300 AH Leiden
The Netherlands
Tel. : 31 - 71 - 517 02 08
Fax : 31 - 71 - 517 18 56
e-mail : backhuys@backhuys.com